

BIRLA CENTRAL LIBRARY

PILANI (RAJASTHAN)

588.2

Call No.

V 472 M

Accession No.

30010

MANUAL OF BRYOLOGY

MANUAL OF BRYOLOGY

EDITED BY

FR. VERDOORN

IN COLLABORATION WITH

DR. H. BUCH, DR. G. CHALAUD, H. N. DIXON, H. H. DU BUY,
M. A. DONK, DR. H. GAMS, DR. A. J. M. GARJEANNE, PROF. DR.
TH. HERZOG, DR. K. HOEFER, DR. J. MOTTE, PROF. DR. L. M.,
J. G. NICOLAS, P. W. RICHARDS, PROF. DR. F. VON WETTSTEIN,
DR. R. VAN DER WIJK AND PROF. DR. W. ZIMMERMANN

WITH 129 ILLUSTRATIONS



THE HAGUE
MARTINUS NIJHOFF
1932

COPYRIGHT 1932 BY MARTINUS NIJHOFF, THE HAGUE, NETHERLANDS
ALL RIGHTS RESERVED, INCLUDING THE RIGHT TO TRANSLATE OR TO
REPRODUCE THIS BOOK OR PARTS THEREOF IN ANY FORM

PRINTED IN THE NETHERLANDS

CONTENTS

	Page
CHAPTER I — MORPHOLOGIE UND ANATOMIE DER MUSCI, VON R. VAN DER WIJK	1
§ 1 Kurze Übersicht der Geschichte und der wichtigsten Literatur 1 — § 2 Die kurze Entwicklungsgeschichte 3 — § 3 Die Sporen 4 — § 4 Das Protonema 5 — § 5 Das Stämmchen 9 — § 6 Die Blattstellung 14 — § 7 Die Verzweigung 16 — § 8 Das Blatt 18 — § 9 Trichome 22 — § 10 Die Antheridien 23 — § 11 Die Archegonien 25 — § 12 Der junge Sporophyt 27 — § 13 Die Seta 29 — § 14 Die eigentliche Kapsel oder Theca 31 — § 15 Das Peristom 34 — § 16 Die Haube 38 — § 17 Die vegetative Vermehrung 38.	
CHAPTER II — MORPHOLOGIE UND ANATOMIE DER HEPATICAE, VON H. BUCH	41
§ 1 Kurze Übersicht der Geschichte und der wichtigsten Literatur 41 — § 2 Die Organe der Lebermoose 42 — § 3 Der Vegetationskörper des Gametophyten 43 — § 4 Der thallusartige Vegetationskörper 48 — § 5 Der stammartige Vegetationskörper 56 — § 6 Die Anhangsorgane des Gametophyten 58 — § 7 Die Schleimpapille 58 — § 8 Das Blatt 63 — § 9 Das Rhizoid 67 — § 10 Das Saughaar 68 — § 11 Das Gametangium 69 — § 12 Der Vegetationskörper des Sporophyten 69 — § 13 Die Anhangsorgane des Sporophyten 70 — § 14 Das Sporangium 70	
CHAPTER III — EXPERIMENTELLE MORPHOLOGIE, VON H. BUCH	73
§ 1 Aufgaben, Geschichte und wichtigste Literatur 73 — § 2 Die Bedingungen für die Entstehung des Gametophytenvegetationskörpers 76 — § 3 Die Entstehungsbedingungen der Folgeform des Gametophytenvegetationskörpers 78 — § 4 Die Entstehungsbedingungen der Anhangs- und Geschlechtsorgane des Gametophyten 79 — § 5 Die Bedingungen für die Entwicklungsweise der Organe der Gametophytenfolgeform 82 —	

	Page
§ 6 Die Bedingungen für die Entstehung und Entwicklungsart des Sporophyten 85 — § 7 Die experimentelle Morphologie im Dienste anderer Zweige der Mooskunde 85.	
CHAPTER IV — GERMINATION DES SPORES ET PHASE PROTONÉMIQUE, PAR G. CHALAUD	89
§ 1 Historique et Bibliographie 89 — § 2 Conditions générales de la germination 91 — § 3 Comparaison entre le protonema des mousses et le protonema des hépatiques 92 — § 4 Variations du protonema 98 — § 5 Réduction de la phase protonémique 98 — § 6 Changement de forme de la phase protonémique 101 — § 7 Les Protonemas pérennans 106.	
CHAPTER V — ASSOCIATION DES BRYOPHYTES AVEC D'AUTRES ORGANISMES, PAR G. NICOLAS	109
§ 1 Historique et Bibliographie 109 — § 2 Étude morphologique de l'association 115 — § 3 Nature des organismes associés aux bryophytes 121 — § 4 Nature de l'association 124.	
CHAPTER VI — CYTOLOGIE, PAR J. MOTTE	129
§ 1 Historique 129 — § 2 Le gamétophyte des mousses 137 — § 3 L'élément mâle des mousses 142 — § 4 L'élément femelle des mousses 146 — § 5 Le sporophyte des mousses 147 — § 6 Le gamétophyte des hépatiques 152 — § 7 L'élément mâle des hépatiques 153 — § 8 L'élément femelle des hépatiques 155 — § 9 Le sporophyte des hépatiques 157.	
CHAPTER VII — KARYOLOGIE, VON K. HOEFER	159
§ 1 Kurze Geschichte und wichtigste Literatur 159 — § 2 Struktur des Zellkerns, Methoden, Terminologie 162 — § 3 Gestalt und Grösse des Zellkerns 165 — § 4 Der Nukleolus 167 — § 5 Kern und Zytoplasma 171 — § 6 Die Kernteilung 178 — § 7 Kernverschmelzung, Karyogamie 186 — § 8 Chromosomen: Zahl, Grösse, Form, Anordnung, Garnituren 188 — § 9 Geschlechtschromosomen 195 — § 10 Chromosomen: Formwechsel und Bewegung. Das Verhalten der Nukleolen 202.	
CHAPTER VIII — PHYSIOLOGY, BY A. J. M. GARJEANNE . . .	207
§ 1 Introduction and short review of the chief literature 207 — § 2 Nutrition 210 — § 3 Transpiration 217 — § 4 Chemical	

Page

properties of bryophytes 218 — § 5 Respiration 219 — § 6 Growth 221 — § 7 Reproduction 224 — § 8 Tropisms and other movements 227.

CHAPTER IX — GENETIK, VON F. VON WETTSTEIN 233

§ 1 Historischer Überblick und wichtigste Literatur 233 —
 § 2 Experimentelle Kreuzungsanalysen. a. Laubmose 235 —
 b. Lebermoose 248 — § 3 Eigenschaften und Vererbung hetero-
 ploider Moose 249 — § 4 Geschlechtsvererbung und -Bestim-
 mung 264 — § 5 Schluss 272.

CHAPTER X — GEOGRAPHIE, VON TH. HERZOG 273

§ 1 Geschichtliches 273 — § 2 allgemeine Verbreitung 275 —
 § 3 Die Florengebiete — 1. Das holarktische Florenreich 281 —
 2. Die Tropen 289 — 3. Der südhemisphärische Floengürtel
 295.

CHAPTER XI — QUATERNARY DISTRIBUTION, BY H. GAMS . . 297

§ 1 Historical notes and chief literature 297 — § 2 Fossiliza-
 tion and preservation 299 — § 3 Frequency of fossil remains
 301 — § 4 Pliocene mosses 303 — § 5 The older diluvium 304 —
 § 6 The warm interglacial 309 — § 7 The younger diluvium
 311 — § 8 Postglacial development 316 — § 9 Glacial relics
 in the present moss flora 318 — § 10 The history of the oceanic
 and continental element 320.

CHAPTER XII — BRYO-CENOLOGY (MOSS-SOCIETIES), BY H. GAMS 323

§ 1 Aim, Development and principal Papers 323 — § 2 Growth
 forms and life forms as ecological units 325 — § 3 The society
 as the fundamental vegetation unit 328 — § 4 Sociation,
 Consociation, Association and Formation 331 — § 5 Com-
 petition, Reaction, Correlation, Zonation and Succession 333 —
 § 6 Research Methods and Classification of Moss-Societies 334 —
 — § 7 Epipetria 337 — § 8 Epiphytia (Epixylia and Epiphyllia)
 340 — § 9 Nereidia and Amphinegereidia 349 — § 10 Natantia
 (Pleuston) 350 — § 11 Xerogeophytia (Ephemerophytia) 351 —
 § 12 Helophytia and Amphiphytia 352 — § 13 Chasmophytia,
 Exochomophytia, Psammophytia etc. 359 — § 14 Bryocha-
 maephytia s. str. 364.

	Page
CHAPTER XIII — ECOLOGY, BY P. W. RICHARDS	367
§ 1 History and Aims 367 — § 2 Literature 368 — § 3 Ecological amplitude 369 — § 4 Light 371 — § 5 Temperature 374 —	
§ 6 Water 377 — § 7 Edaphic factors 380 — § 8 Epiphytes and Epiphyllae 387 — § 9 Biotic factors 392 — § 10 Reactions of bryophytes 393.	
BRYOPHYTA (MUSCI — HEPATICAE)	396
CHAPTER XIV — CLASSIFICATION OF MOSSES, BY H. N. DIXON .	397
§ 1 Historical sketch 397 — § 2 General considerations 401 —	
§ 3 Principles of classification among the musci 402 — § 4 Sphagnales — Andreales — Bryales 406.	
CHAPTER XV—CLASSIFICATION OF HEPATICS, BY FR. VERSOORN 413	
§ 1 Historical sketch 413 — § 2 General considerations 420 —	
§ 3 Hepaticales 422 — Anthocerotales 432.	
CHAPTER XVI — PHYLOGENIE, VON W. ZIMMERMANN	433
§ 1 Wichtigste Literatur 433 — § 2 Geschichte der Verwandtschaftsforschung an Bryophyten — 1. A. W. Hofmeister 434 —	
2. Verwandtschaftsforschung bei Annahme einer „antithetischen“ Ableitung des Generationswechsels 436 — 3. Verwandtschaftsforschung bei Annahme einer „homologen“ Ableitung des Generationswechsels 438 — § 3 Merkmalsphylogenie der Bryophyten: der Generationswechsel 442 — 1. Das Ableiten von einem „antithetischen“ Generationswechsel 442 — 2. Das Ableiten von einem „homologen“ Generationswechsel 443 — 3. Paläobotanische Entscheidungsgründe 444 —	
4. Algologische Entscheidungsgründe 445 — § 4 Merkmalsphylogenie der Bryophyten: Gametangienentwicklung 454 — § 5 Merkmalsphylogenie der Bryophyten: Entwicklung einiger weiterer Merkmale 458 — § 6 Sippenphylogenie der Bryophyten 460.	
INDEX OF PLANT-NAMES	465
INDEX OF AUTHORS.	481

INTRODUCTION

In recent years there has been much research on the Bryophyta in their general biological aspects. The results of this work seem interesting enough to justify giving a comprehensive account of it.

It is a striking fact that those occupied in general research on the Bryophyta sometimes have very little knowledge of the plants with which they deal and the value of their work is much lessened by this narrowness of outlook. The taxonomists on the other hand do not pay nearly enough attention to general botanical research on the group: it is therefore not surprising that there are ill-founded opinions and erroneous conclusions in many otherwise sound taxonomic papers.

The present "Manual" is an attempt to meet some of these difficulties. It does not of course deal with pure systematics. The scope of each chapter has been decided partly by the particular contributor, whose judgement has been respected in all cases; partly on whether a full treatment of the subject had already been published. In some chapters much literature has been cited and reviewed, in others only a little, according to whether easily accessible bibliographies are available or not.

Some chapters must be looked on as "capita selecta" and are included here because of their importance to certain groups of workers.

For the help which has been given me from many sides, especially in the proof-reading, my best thanks are due. A special word of thanks is however due to the publisher, who in such a difficult time as the present has again made it possible for me to bring out a bryological work and has spared himself neither trouble nor expense in regard to its external appearance.

*Utrecht (Holland)
July 1st 1932.*

THE EDITOR

CHAPTER I

MORPHOLOGIE UND ANATOMIE DER MUSCI

von

R. VAN DER WIJK (Groningen)

§ 1. Kurze Übersicht der Geschichte und der wichtigsten Literatur.

In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts waren die Moose morphologisch und anatomisch nur wenig bekannt. Der Systematiker DILLENIUS (1741) hält die Kapsel der Moose für ein Staubblatt, die Sporen für Pollenkörner. Dagegen fasst SCHMIEDEL (1747) das Sporogon als eine Frucht auf, sodass er die Sporen mit den Samenkörnern der Phanerogamen vergleicht.

JOH. HEDWIG (*Fundamentum historiae naturalis muscorum frondosorum*, 1782 und *Descriptio et adumbratio microscopico-analytica muscorum frondosorum*, 1787—1797) entdeckt die Antheridien und die Archegonien, aber noch nicht die Eizelle. Die Funktion bleibt auch ihm unbekannt, denn er vergleicht die Antheridien mit den Staubblättern und die Archegonien mit dem Fruchtknoten der Samenpflanzen. Er nennt die Gametangienstände denn auch „Blüten“.

F. UNGER (*Über die Anthere von Sphagnum*, 1834) sieht die Spermatozoiden und vermutet ihre Funktion.

C. VON NÄGELI beschreibt die Scheitelzelle und deren Segmentierung (*Wachstumsgeschichte der Laub- und Lebermooße*, Zeitschr. f. Wiss. Bot. Heft II, 1845). Mit ihm fängt die entwicklungsgeschichtliche Periode an.

W. PH. SCHIMPER (*Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses*, 1848) prüft die bisher bekannten Tatsachen und fügt eigene Beobachtungen hinzu.

W. HOFMEISTER entdeckt den Zusammenhang der Archegoniaten

und Spermatophyten (Vergleichende Untersuchungen, 1851). Er beschreibt vollständig den Generationswechsel der Moose: die Gametangien, die Eizelle, den jungen Embryo und die Bildung und Keimung der Sporen (Zur Morphologie der Moose, 1854).

Es folgten nun viele Untersuchungen über die Entwicklung der verschiedenen Organe der Laubmose. So beschreibt H. LEITGEB das Wachstum des Stämmchens und die Entwicklung der Antheridien bei *Fontinalis* und *Sphagnum* (1868, 1869). E. VON JANCZEWSKI stellt vergleichende Untersuchungen an über das Archegonium (Bot. Zeit., 1872) und F. KLENZELT-GERLOFF über die Laubmooskapsel (Bot. Zeit., 1878). Auch W. HOFMEISTER beschäftigt sich mit der Zellenfolge im Achsen scheitel der Laubmose (Bot. Zeit., 1870).

Inzwischen erscheinen von P. G. LORENTZ die Moosstudien (1864) und später die Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmose (Jahrb. Wiss. Bot. 1867—1869). In der letzten Arbeit untersucht er die Querschnitte der Blattmittelrippe und des Stämmchens, wobei er neue Namen einführt, welche bald in der beschreibenden Systematik allgemeine Anerkennung gefunden haben.

K. GOEBEL gibt dann eine sehr gute Zusammenfassung der bisher bekannten Tatsachen in den Muscineen, im zweiten Bande von SCHENKS Handbuch der Botanik (1882), und G. HABERLANDT fasst die Beziehungen zwischen Form und Funktion ins Auge (Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmose, Jahrb. Wiss. Bot., 1886).

Viele Einzeluntersuchungen folgen, jede auf einem beschränkten Gebiete der Mooswelt. Das Mikrotom und die Färbungsmittel werden bald zur Hilfe herangezogen. K. GOEBEL leistet sehr Wichtiges, er bietet uns seine Archegoniatenstudien, welche er später grösstenteils zusammengefasst hat in der: „Organographie der Pflanzen“. Der zweite Teil enthält die Laub- und Lebermose (I Auflage 1899, III Auflage 1929). Viele andere Untersuchungen sind bei den betreffenden Organen in Fussnoten zitiert und werden hier weiter übergangen.

Bis heute fehlt uns aber noch eine vollständige vergleichend-morphologische Behandlung der einzelnen Organe der Laubmose. Zwar

nennen viele Autoren die von ihnen gefundenen Tatsachen morphologische Daten. Und doch geben sie vielfach keine reine Morphologie. GOEBEL beschreibt in seiner „Organographie“ den Bau der Organe, nebst ihren Änderungen durch Anpassung an die Umgebung. Diese „neu-adaptiven“ (POTONIÉ) Merkmale sind sehr (fast allein) von der Funktion der Organe abhängig, besitzen somit geringe phylogenetische Bedeutung. Der Morphologe legt den höchsten Wert auf Lage und Folge, für ihn ist Funktion und Anpassung Nebensache. Rein morphologisch sind die Laubmoose nur behandelt von J. VELENOVSKY (Vergleichende Morphologie der Pflanzen, 1905). Die Resultate seiner Erwägungen sind von den Organologen und Anatomen sehr bestritten worden. Meines Erachtens vielfach, doch nicht immer, zu Unrecht.

Zusammenfassende Arbeiten sind noch: D. H. CAMPBELL, The structure and development of mosses and ferns (II edit., 1905), P. LOTSY, Vorträge über botanische Stammsgeschichte (Bd II, 1909) und Band 10 der zweiten Auflage der natürlichen Pflanzenfamilien von ENGLER und PRANTL. Im allgemeinen Teil hat W. RUHLAND die Entwicklungsgeschichte und die Anatomie der Laubmoose in einer Übersicht von etwa 100 Seiten zusammenfassend dargestellt. Viele Literaturangaben sind vorhanden.

Im vorigen Jahre (1931) ist noch erschienen: Anatomie der Laubmose, von W. LORCH (Band VII/1 vom Handbuch der Pflanzenanatomie, herausgegeben von K. LINSBAUER). Die 358 Seiten zählende Arbeit ist eine kritische Bearbeitung unserer heutigen Kenntnis der Anatomie der Laubmoose. Sie enthält eine fast vollständige Literaturübersicht. Der Autor hat sich bemüht, viele Tatsachen von neuem nachzusehen; mehrere Originalfiguren, nach eigenen Präparaten gezeichnet, illustrieren den Text. Was in den folgenden Seiten dieses „Manuals“ nur kurz angedeutet werden kann, findet man ausführlicher im obengenannten Handbuch dargestellt.

§ 2. Die kurze Entwicklungsgeschichte. Die Laubmose besitzen einen deutlichen Generationswechsel: eine geschlechtliche Generation (der Gametophyt) wechselt ab mit einer ungeschlechtlichen (dem Sporophyten).

Der Gametophyt stellt die haploide Phase dar. Er entwickelt

sich aus einer Spore (§ 3). Die keimende Spore bildet zunächst das Protonema (§ 4), in Form von verzweigten Zellfäden oder seltener in Form einer Zellfläche oder sogar eines Zellkörpers. An ihm entstehen aus Knospen die Gametophoren, die eigentlichen Moospflanzen. Diese besitzen ein beblättertes Stammchen (§ 5). Die Blätter stehen in 2, 3 oder mehr vertikalen Reihen (Blattstellung, § 6). Verzweigung (§ 7) tritt nicht immer auf. Die Blätter (§ 8) sind meistens nur eine Zelle dick, besitzen aber vielfach eine mehrschichtige Mittelrippe. Ausser Blättern bildet der Gametophor oft Trichome gebilde (§ 9). Zuletzt entstehen die Geschlechtsorgane, die männlichen (Antheridien, § 10) und die weiblichen (Archegonien, § 11). Die Eizelle des Archegoniums kopuliert mit einem Spermatozoid, das im Antheridium entsteht. Die gebildete Zygote ist diploid und wächst zum Sporophyten aus. Der Sporophyt (§ 12) stellt also die diploide Phase dar. Die Zygote wächst in die Länge, wird zylindrisch und stielförmig, bleibt aber unbeblättert. Die Wandung des Archegons wird an einer bestimmten Stelle gesprengt und mit in die Höhe gehoben. Sie bildet später die Haube (Kalyptra, § 16). Der untere Teil der Archegonwand umgibt als eine Art Kragen den Sporogonstiel (Vaginula). Der ausgewachsene Sporophyt gliedert sich in einen Fuß, durch welchen er mit dem Gametophyten in Verbindung bleibt, in einen Stiel (Seta, § 13) und in eine Verdickung an der Spitze, welche später die Sporen enthält (die Theca, § 14). Bei der Sporenbildung verringert sich durch eine Reduktionsteilung die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte. Die Sporen gehören also wieder der haploiden Phase an.

Das reife Sporogon öffnet sich zur Entleerung der Sporen meistens durch einen Deckel, seltener durch Verwesung der Kapselwand. Am Rande der Öffnung findet sich oft eine einzige oder eine doppelte Reihe Zähne, welche zusammen das Peristom (§ 15) bilden. Neben der geschlechtlichen Fortpflanzungsweise können viele Laubmoose sich vegetativ vermehren durch Brutorgane, Stecklinge und durch sekundäres Protonema (§ 17).

§ 3. Die Sporen (Fig. I, 1). Die Sporen sind durchschnittlich 10—20 μ (*Dicranum*, *Hylocomium*), selten kleiner (5 μ *Dawsonia*, 7—10 μ *Polytrichum*) und auch nur selten grösser (25 μ *Phascum*,

70—80 μ *Ephemerum*, bis 200 μ *Archidium*). Überdies schwankt die Grösse in derselben Kapsel oft erheblich.

Die Anzahl der Sporen in einer Kapsel ist sehr verschieden. Die grösseren Sporen sind im allgemeinen in geringer Menge vorhanden. Die Minimumzahl von höchstens 30 Sporen per Kapsel findet sich bei *Archidium*.

Die Sporen sind kugelig (*Funaria*), rundlich bis ovoidisch (*Acaulon*), nierenförmig (*Ephemerum*) oder kugel-tetraëdrisch (*Sphagnum*).

Die Sporenhaute¹⁾ (Sporodermis) gliedert sich in das Exospor (Exine), welches kutinisiert ist und das Endospor (Intine), das aus Zellulose besteht. Das Exospor ist vielfach gefärbt (gelblich bis braun), bleibt aber bisweilen hyalin. Oft trägt es besondere Skulpturen: es ist gekörnelt, warzig, papillös, stachelig oder netzig gefeldert. Glatte Sporen sind aber keineswegs selten.

In der Spore finden sich Chlorophyllkörper (nicht bei *Sphagnum* und *Andreaea*) und kugelige Fettträpfchen. LORCH²⁾ findet fast immer auch Stärkeinschlüsse.

Die meisten Sporen sind einzellig. Mehrzellige Sporen fand GOEBEL³⁾ bei *Dicnemon*, *Mesotus*, *Cleistostoma* u. a. A. Sie sind nach diesem Autor schon geteilte, also in Keimung begriffene Sporen. HERZOG⁴⁾ fand noch mehrzellige Sporen bei einigen Arten der Gattung *Cryphaea*.

Im allgemeinen zeigen die Sporen der Laubmoose nur einen Keimporus. Bei den kugel-tetraëdrischen Formen liegt diese an der Stelle, wo die drei geraden Kanten zusammenstoßen. Bei anderen Sporen wird sie von einer schwächeren Stelle in der Exosporwand gebildet.

§ 4. Das Protonema⁵⁾. Das Protonema entsteht bei der Keimung einer Spore (primäres Protonema) oder aus vegetativen Teilen der Moospflanze und experimentell auch aus Teilen des Sporogons (sekundäres Protonema). Morphologisch verhalten sich beide Arten gleich. Das primäre Protonema und das sekundäre aus

¹⁾ H. LEITGEB. Über Bau und Entwicklung einiger Sporen. Ber. Bot. Ges., 1883
H. LEITGEB. Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz, 1884.

²⁾ W. LORCH. Anatomie der Laubmoose, S. 12.

³⁾ K. GOEBEL. Archegoniatenstudien X. Flora, 1906.

⁴⁾ TH. HERZOG. Über mehrzellige Sporen bei Laubmoosen. Flora, 1917.

⁵⁾ Für eine ausführliche Beschreibung der Protonemabildungen vergleiche man Abschnitt IV dieses „Manuals“.

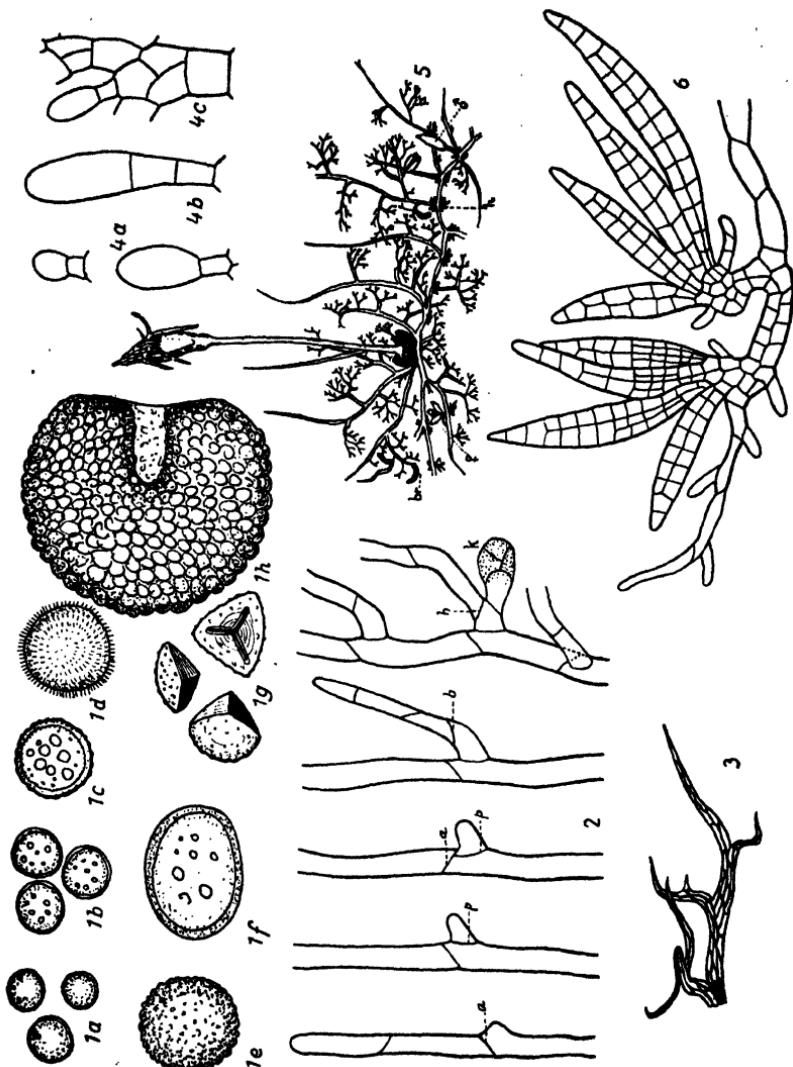


FIG. I. — 1. Sporen verschiedener Laubmoose a. *Buxbaumia*. b. *Funaria*. c. *Catharinaea*. d. *Phascum*. e. *Pleuridium*. f. *Acaulon*. g. *Sphagnum*. h. *Ephemerum*. 2. Protonemaverzweigung bei *Bryum argenteum*. a. Querwand des Hauptfadens. p. Papillarwand. b. Basilarwand. k. Moosknospe. 3. Paraphyllum von *Hylocomium proliferum*. 4. Keulenhaare. a. *Sphagnum*. b. *Andreaea*. c. Entstehungsort der Haare bei *Andreaea* (vergleiche Fig. II : 3,6). 5. *Ephemeropsis tibidensis*. Fruchtbende Pflanze. h. Hapteren. br. Brutknospen. ♂, ♀. Weiblicher und männlicher Gametangienstand. 6. Protonema von *Andreaea* mit gehäuften Vorkeimplatten.

1, 2, 4 nach C. MÜLLER-BEROL, 3 nach GOEBEL, 5 nach FLEISCHER und 6 nach BERGGREN.

dem Gametophyten ist haploid, das aus Teilen des Sporogons entstandene ist jedoch diploid¹⁾.

Das Normal protonema (Fig. II, 2) besteht aus einem vielfach verzweigten Zellfaden. Der Hauptfaden wächst mit unbegrenztem Spitzenwachstum. Die Verzweigung fängt an mit einer Papille, sofort hinter der akroskopen Querwand (*a*) einer Zelle, und diese Papille wird bald durch eine Papillarwand (*p*) von der Hauptzelle abgegrenzt. Die Papille liefert einen Seitenfaden mit begrenztem Spitzenwachstum.

Alliediese Protonemafäden besitzen reichlich Chlorophyll, die Wände sind farblos und die Querwände sind rechtwinklig gestellt (= Chloronema nach CORRENS).

Ausserdem entstehen dünnerne Fäden, welche in den Boden eindringen. Die Wände dieser Rhizoiden sind oft gebräunt, Chloroplasten fehlen und die Querwände sind in der Regel schief zur Längsachse gestellt²⁾. Das Protonema ist also dorsoventral entwickelt, Chloronema und Rhizoiden sind morphologisch gleichwertig.

Aus der Basalzelle eines Seitenfadens bildet sich eine Ausstülpung, in welcher alsbald eine sehr schiefe Wand auftritt, wodurch eine obere von einer unteren Zelle getrennt wird. In der oberen Zelle bildet sich nun durch weitere Wände eine dreischneidige Scheitelzelle (*k*), welche sich durch Segmentbildung zu einer beblätterten Moospflanze entwickelt. Im allgemeinen geht das Protonema bald zugrunde, nur bei einigen Erdmoosen (*Ephemerum*) erhält es sich längere Zeit am Leben.

Abweichende Typen des Protonemas kommen bei einigen Gattungen vor. Bei *Sphagnum*³⁾ ist das Protonema eine Zellfläche, welche anfangs mittels einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst, bald aber durch Kantenwachstum sich vergrössert. Rhizoiden und Moosknospen entstehen aus den Randzellen.

¹⁾ E.L. et E.M. MARCHAL. Aposporie et sexualité chez les Mousses. Bull. Acad. Roy. Belg., 1907, 1909, 1911.

²⁾ Über diese Schiefstellung der Querwände ist viel geschrieben: H. MÜLLER-THURGAU. Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. Arch. a. d. Bot. Inst. Würzburg Bd I, 1874. L. ERRERA. Zellenformen und Seifenblasen. Biol. Centralbl., 1888. E. DE WILDEMAN. Étude sur l'attache des cloisons cellulaires. Extr. de mém. couronnées de l'Acad. roy. d. sc. de Belgique, 1898. K. GOEBEL. Organographie II. K. GIESENHAGEN. Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. Stuttgart, 1905.

³⁾ W. HOFMEISTER. Über die Keimung des *Sphagnum acutifolium*. Ber. k. Sächs. Ges., 1854. W. PH. SCHIMPER. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose. Stuttgart, 1858. K. GOEBEL. Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, 1889.

Bei *Schistostega osmundacea*¹⁾ bildet das Fadenprotonema oft eine horizontal ausgebreitete Zellfläche mit stark gewölbten, linsenförmigen Zellen.

Das Fadenprotonema von *Georgia pellucida*, *Tetrodontium Brownianum* und *Oedipodium Griffithianum*²⁾ wird oft zweireihig und lässt aus einzelnen Zellen aufwärts wachsende flache Gebilde hervortreten. Diese vergrössern das Assimilationsgewebe erheblich, in der Literatur nennt man sie oft „Protonema abblätter“. Die Moosknospen entstehen an der Basis dieser Thallusauswüchse. *Georgia* bildet weiter noch „Protonemabaumchen“³⁾. Diese sind aufrechte, verzweigte Zellkörper mit Schleimhaaren und mit ihnen homologen Brutkörpern.

Das Fadenprotonema bei *Diphyscium sessile*⁴⁾ bildet durch Quadrantenteilung der Endzellen gestielte, trichterförmige Assimilationsorgane (also Zellkörper). Die Moospflanzen entspringen auch hier am Fadenprotonema. Auch kommen flächenförmige Gebilde vor wie bei *Georgia*.

Bei *Andreaea*⁵⁾ vollziehen sich die ersten Zellteilungen innerhalb der Sporenhaut, durch Oktantenteilung entsteht ein Zellkörper. Einige Randzellen senden Fäden aus, welche hier und da einige Zellen breit werden (Fig I, 6). Nun entstehen hieran flache Gebilde, oft einige an der Spitze zusammengehäuft. Auch aufrechte, verzweigte Protonemabäumchen können gebildet werden.

Das Protonema ist also morphologisch betrachtet immer thallustypisch. Die Rhizoiden sind wegen ihrer abweichenden Funktion nur besonders entwickelte Teile. Eine Differenzierung von Zellfäden zu Zelloberflächen und Zellkörpern tritt ein. Morphologisch sind diese Gebilde keine Blätter. Die Stellung ist nicht regelmässig, sie entstehen nicht in akropetaler Folge und oft sprosst (z.B. bei *Diphyscium*) das eine

¹⁾ F. UNGER. Über BRIDELS *Catoptridium smaragdinum*. Flora, 1834. R. GISTL. Beziehungen zwischen Licht und *Schistostega*-Vorkeim. Ber. d. bot. Ges., 1926.

²⁾ S. BERGGREN. Studier öfver mossornas bygnad och utveckling II, *Tetraphideae*. Lunds Univ. Årskrift, 1870. W. J. JONGMANS. Über Brutkörper bildende Laubmoose. Rec. d. trav. bot. néerl., 1907.

³⁾ C. CORRENS. Über die Brutkörper der *Georgia pellucida*. Ber. d. bot. Ges., 1895.

⁴⁾ S. BERGGREN. Om proembryots utveckling och bygnad hos slagtena *Diphyscium* och *Oedipodium*. Bot. Not., 1873.

⁵⁾ S. BERGGREN. Studier öfver mossornas bygnad och utveckling I, *Andreaeaceae*. Lunds Univ. Årskrift, 1868. E. KÜHN. Zur Entwicklungsgeschichte der *Andreaeaceen*. Leipzig, 1870.

direkt aus der Basis eines älteren hervor. Die Protonemabäumchen betrachtet CORRENS¹⁾ als Übergangsgebilde zwischen Protonema und beblätterter Pflanze. GOEBEL²⁾ meint darin ein verkümmertes, stark reduziertes, nicht zur Blattbildung gelangendes Moospflänzchen sehen zu können; meines Erachtens mit Unrecht. Die Protonemabäumchen und die „Protonemablätter“ bilden nur eine Stufe in der Protonemaentwicklung. Dabei bleibe dahingestellt, ob das Fadenprotonema das ursprüngliche ist (LOTSY³⁾) oder das abgeleitete, ob es also die höhere Stufe darstellt (STEPPUTAT und ZIEGENSPECK⁴⁾).

Eine Sonderstellung nimmt das epiphylle Moos *Ephemerospis tiboden sis*⁵⁾ ein (Fig. I, 5). Aus dem braunen Hauptfaden entstehen nach den Kanten paarig angeordnete, in einer Ebene dichotomisch verzweigte Haftorgane (Hapteren). Rhizoiden fehlen. Auf der Dorsalseite entwickeln sich aufrecht wachsende Assimilationsorgane, mit alternierenden, streng zweizeilig angeordneten, dichotomisch verzweigten Seitenfäden. GOEBEL vergleicht sie mit Blättern, die Funktion ist dieselbe, morphologisch sind sie es aber nicht, die regelmässige Anordnung ist jedoch irreführend. Bei allen Laubmoosen sitzen nur an den Gametophoren wirkliche Blätter. Bei *Ephemerospis* sitzen diese Blätter scheinbar dem Protonema auf, weil das Stämmchen sehr stark reduziert ist. Aus einer Moosknospe entwickeln sich nur einige Hüllblätter, welche die Antheridien und Archegonien umgeben.

§ 5. Das Stämmchen. Der Gametophor entsteht bei allen Moosen in der gleichen Weise, nämlich durch eine seitliche Ausstülpung des Protonemas, welche fast immer mit einer dreischneidigen Scheitelzelle⁶⁾ zum Moosstämmchen auswächst. Bald bilden sich Rhizoiden aus ober-

¹⁾ C. CORRENS. Über die Brutkörper der *Georgia pellucida*. Ber. d. bot. Ges., 1895.

²⁾ K. GOEBEL. Organographie II.

³⁾ P. LOTSY. Botanische Stammesgeschichte II.

⁴⁾ W. STEPPUTAT und H. ZIEGENSPECK. Morphologische Untersuchungen über die Phylogenie der Laubmoose. Bot. Arch., 1929.

⁵⁾ K. GOEBEL. Morphologische und biologische Studien. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 1888. M. FLEISCHER. Diagnose von *Ephemerospis tiboden sis*. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 1900. A. ERNST. Zur Kenntnis von *Ephemerospis tiboden sis*. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 1910. M. FLEISCHER, Bemerkungen zur Histologie von *Ephemerospis*. Hedwigia, 1917. Die Sporenkierung und vegetative Fortpflanzung der *Ephemerospis tiboden sis*. Ann. bryol., 1929.

⁶⁾ CORRENS gibt für *Mnium* in den allersten Stadien eine zweischneidige Scheitelzelle an.

flächlich gelegenen Zellen des Stämmchens. An demselben Protonema können mehrere Moospflanzen gebildet werden.

Die Länge des Stämmchens ist bei den Moosen sehr verschieden. Sehr kurz bleibt das Stämmchen bei *Buxbaumia*, am längsten ist es bei *Polytrichum* (bis 30 cm), *Dawsonia* (bis 50 cm) und bei flutenden Wassermoosen (z.B. *Fontinalis*).

Der Durchmesser schwankt zwischen 0,1 mm (*Amblystegium*) und 1,4 mm (*Dawsonia*). Die Dicke nimmt zunächst ein wenig nach oben zu, später ist das Stämmchen gleich dick.

Der Querschnitt ist rund (*Fontinalis*), schwach dreikantig (*Polytrichum*), oval (*Fissidens*) oder mehrkantig (*Mnium*). Die Kanten sind oft die Folge der Verwachsung mit Teilen des Blattgrundes.

Viele Moose wachsen senkrecht aufwärts (*Bryum*, *Polytrichum*), andere sind dem Substrat flach angepresst (*Plagiothecium*). Zwischen diesen beiden extremen Fällen gibt es viele Übergänge. Die Spitzen der niederliegenden Stämmchen richten sich fast immer mehr oder minder auf (*Hypnaceen*).

Die Scheitelzelle¹⁾ ist fast immer dreischneidig. Eine zweischneidige Scheitelzelle fand CORRENS bei *Eustichia* und *Distichium*, LORCH bei *Phylogenion* und GOEBEL bei *Orthorrhynchium*. HOFMEISTER und LEITGEB hatten schon vorher eine zweischneidige Scheitelzelle bei *Fissidens* festgestellt, sie geben aber an, dass die jungen Sprosse eine dreischneidige Scheitelzelle besitzen. Ob bei den jungen Sprossen der anderen obengenannten Gattungen auch erst eine dreischneidige Scheitelzelle vorhanden ist, ist nicht bekannt. MERL²⁾ hat ausserdem eine pyramidale ein- bis fünfschneidige Scheitelzelle gefunden bei *Mnium rostratum* und *Thuidium recognitum*.

Die Scheitelzelle bildet Segmente. Die Anlage der Segmentwände ist bei *Fontinalis* parallel zu den Seitenflächen der Scheitelzelle. Bei den nicht 3-reihig beblätterten Moosstämmchen ist dies noch fraglich. CORRENS meint bei vielen Moosen annehmen zu dürfen, dass die Anlage der Segmentwände immer der Aussenwand parallel ist, und

¹⁾ W. HOFMEISTER. Über die Zellenfolge u.s.w. Bot. Zeit., 1870. H. LEITGEB. Zur Kenntnis des Wachstums von *Fissidens*. Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, 1874. C. CORRENS. Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen. Berlin, 1898. W. LORCH. Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora, Ergänzungsband 1901. K. GOEBEL. Archegonienstudien X. Flora, 1906.

²⁾ M. MERL. Scheitelzellsegmentierung und Blattstellung der Laubmoose. Flora, 7.

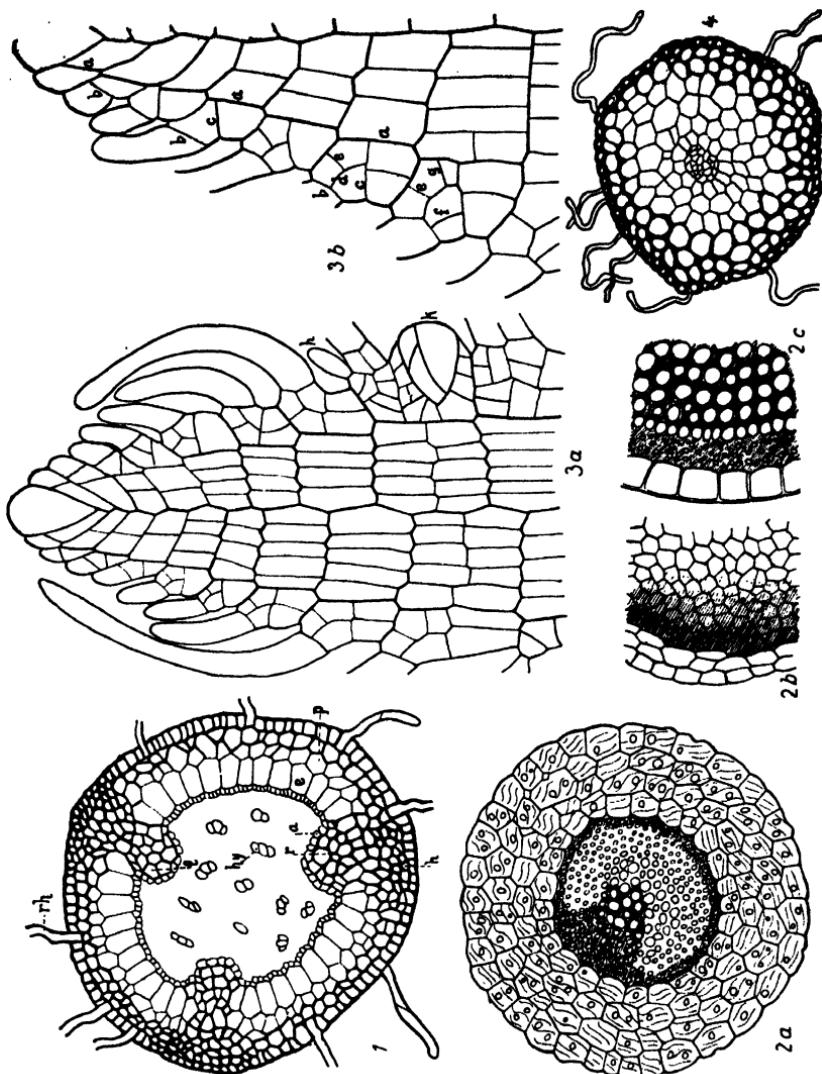


FIG. II. — 1. Schematisierter Querschnitt durch das Rhizom von *Polytrichum attenuatum*. *h*. Hypodermalstrang. *r*. Radialstrang. *l*. Leptoiden. *a*. Amylom. *e*. Grosszellige Innenschicht der Rinde. *p.* die übrige Rinde. *hy.* Hydroiden. *rh.* Rhizoid. Das Stereom des Centralstrangs ist nicht gezeichnet, nur die Hydroiden. 2. Querschnitte durch *Sphagnum*-Stämmchen. *a.* *S. palustre*. *b.* *S. cuspidatum*. *c.* *S. subsecundum*. 3. Aufbau des Stämmchens bei *Fontinalis*. *a.* Medianschnitt, die Grenzen der Segmente durch dicke Linien hervorgehoben. *k.* Knospe. *h.* Keulenhaar. *b.* Linke Hälfte eines Medianschnitts mit den Teilungswänden der Segmente, ihrer Reihenfolge entsprechend mit *a-g* bezeichnet. 4. Querschnitt des Stämmchens von *Rholobryum roseum*.

1 nach WAENKER v. DANKENSCHWEIL, 2 nach SCHIMPER, 3 nach C. MÜLLER-BEROL und 4 nach SACHS.

dass sie nachher verschoben werden (*Scheiteltorsion*). GOEBEL (*Catharinaea*) und MERL (*Sphagnum*) geben aber an, dass das Segment in seiner anodischen (= nach der Seite des folgenden Segmentes gerichteten) Hälfte breiter als in der kathodischen angelegt wird, wodurch die Torsion also nur eine scheinbare ist.

LEITGEB¹⁾ untersuchte den Aufbau des Stämmchens von *Fontinalis* (Fig. II, 3). Jedes Segment der Scheitelzelle teilt sich durch eine perikline Wand (a) (die Blattwand LEITGEBS) in eine Innen- und eine Aussenzelle. Die Aussenzelle wölbt sich papillenartig hervor, und wird nochmals periklin geteilt (b) in eine Innenzelle und eine hervorragende Aussenzelle. Diese sekundäre Aussenzelle entwickelt sich zum rippenlosen Blatte, die beiden Innenzellen bilden das Stämmchengewebe.

LEITGEB fand genau dieselbe Entwicklung bei *Sphagnum* und KÜHN bei *Andreaea*²⁾.

Die anatomische Gliederung eines Querschnittes des Moosstämmchens ist nicht immer dieselbe. Bei *Andreaea* ist das Stämmchen aus durchaus homogenem Gewebe aufgebaut. Vielfach tritt aber bei anderen Gattungen eine Differenzierung ein. Die Namen der einzelnen Abschnitte werden in der Literatur sehr verschieden benannt, wodurch Verwirrung nicht ausgeschlossen ist. Bei den meisten Formen findet man drei Abschnitte (Fig. II, 3, 4):

a. die *E p i d e r m i s* (nach STRASBURGER³⁾, von vielen anderen Autoren, u.a. LORCH, Rinde genannt). Diese besteht aus langgestreckten Zellen mit verdickten Wänden (*S t e r e i d e n*). Die Wände dieser Prosenchymzellen sind oft braun, rot oder gelblich gefärbt und besitzen schiefe Tüpfel. Die Epidermis ist meist einige Zellen dick und bildet einen peripherischen Hohlzylinder (*B i e g f e s t i g k e i t*). Bei einigen Arten ist die äusserste Schicht der Epidermis besonders entwickelt (z.B. *Pilotrichidium*, nach LORCH). Bisweilen sind eine oder mehrere der äusseren Schichten zu einer *H y a l o d e r m i s* entwickelt (in der Literatur oft Aussenrinde genannt), indem die

¹⁾ H. LEITGEB. Wachstum des Stämmchens von *Fontinalis antipyretica*. *Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien*, 1868.

²⁾ Vergleiche: F. UNGER. Über den anatomischen Bau des Moostamms. *Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien*, 1861. H. LEITGEB. Wachstum des Stämmchens bei *Sphagnum*. *Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien*, 1869. E. KÜHN. Zur Entwicklungsgeschichte der Andreaeaceen. Leipzig, 1870.

³⁾ E. STRASBURGER. *Botanisches Praktikum*. Jena.

Wände unverdickt sind und das Zellumen gross ist. Dies ist der Fall bei *Meesea*, *Breutelia*, *Philonotis* und besonders bei *Sphagnum* (hier nennt SCHIMPER diese Hyalodermis Rindenschicht und LIMPRICHT Stengelrinde). Bei *Sphagnum* (Fig. II, 2) ist die Hyalodermis am stärksten entwickelt in der *Palustria*-Gruppe, hier sind die Zellen hohl, ohne plasmatischen Inhalt, während die Wände Poren und spiralige Verdickungsleisten besitzen. Diese besondere Anpassung als Wasserspeicher ist zu vergleichen mit dem Velamen der Luftwurzeln vieler Orchideen. Bei der *Cuspidata*-Gruppe fehlen die Poren und auch die Wandverdickungen, während die Hyalodermiszellen lange plasmaführend bleiben.

Bei einigen Arten der Gattungen *Mnium*, *Cinclidium* und *Bartramia* beschreibt LORCH¹⁾ eigenartige, einseitige Wandverdickungen in den Epidermiszellen.

b. die Rinde (von vielen Autoren Grundgewebe, u.a. LORCH, oder Leitparenchym genannt). Es ist parenchymatisches Gewebe, oft mit Interzellulargängen.

c. den Zentralstrang. Dieser fehlt bei vielen Gattungen (*Rhacomitrium*, *Orthotrichum*, *Cryphaea*, *Neckera* u.v.a.) Wenn er aber anwesend ist, setzt der einfache Zentralstrang sich nur aus meist dünnwandigen, langgestreckten Zellen zusammen. Diese Zellen dienen der Wasserleitung oder vielleicht nur der Wasserspeicherung.

Viel höher entwickelt ist der sogenannte „zusammengesetzte“ Zentralstrang bei *Polytrichum* und *Dawsonia*. Dieser ist bei den unterirdischen kriechenden Rhizomen anders entwickelt als bei den aufrechten oberirdischen Stämmchen²⁾. Als Beispiel sei hier ein Querschnitt des Rhizoms von *Polytrichum attenuatum* (= *formosum*) angeführt (Fig. II, 1).

Wir sehen in der Figur:

a. die Epidermis, welche nur aus einer Schicht von dickwandigen Zellen mit Rhizoiden besteht.

b. die Rinde, 3—4 Schichten von dünnwandigen Zellen, wovon

¹⁾ W. LORCH. Anatomie der Laubmoose, 1931.

²⁾ G. HABERLANDT. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Jahrb. Wiss. Bot., 1886. E. BASTIT. Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des mousses. Rev. bot. gén., 1891. A. G. TANSLEY and E. CHICK. Notes on the conducting tissue system in Bryophyte. Ann. of Bot., 1900. H. WAENKER VON DANKENSCHWEIL. Beiträge zur Anatomie der Laubmoose. Hedwigia, 1915.

die innerste Schicht sehr grosszellig ist (sie wird von einigen Autoren Endodermis genannt, vielleicht mit Unrecht).

c. den Zentralteil, welcher mit einem Ringe unverdickter Zellen anfängt (dieser Ring bildet einen primitiven „*Perizykel*“). Weiter ist der Zentralteil zusammengesetzt aus dickwandigen, schwach prosenchymatischen Sternomeren und toten, ebenfalls prosenchymatischen, weitlumigen Zellen, den *Hydroiden*.

Ausserdem sind drei Radialstränge vorhanden. Diese durchbrechen die Rinde an drei Stellen und bestehen aus verdickten Zellen (*Hypodermalstränge*), worauf nach innen weitlumige Zellen, die *Leptoiden*, folgen. Diese werden noch von einer inneren Schicht polygonaler Zellen umgeben (= *Amylom*).

Nach oben wandelt sich das Rhizom allmählich um. Die Hypodermalstränge breiten sich aus und bilden die 2—3-schichtige Epidermis des oberirdischen Stämmchens. Die Innenschicht der Rinde verliert ihren grosszelligen Charakter. Der Zentralstrang ändert sich ebenfalls. Die zerstreuten *Hydroiden* vereinigen sich im Mittelpunkt. Sie werden umgeben von einem aus dünnwandigen Elementen bestehenden Hydromantel. Um diesen herum liegt eine stärkereiche Hydromscheide, welche aus dem zu einem Ringe ausgedehnten Amylom des Rhizoms entstanden ist. Die noch weiter nach aussen gelegene Schicht wird von einem Leptomantel gebildet (= die Leptoiden der Radialstränge).

Bei *Dawsonia* liegen die Verhältnisse einfacher. Der Zentralstrang setzt sich hier zusammen aus engen, dickwandigen Elementen (*Stereiden*), worin weitlumige, dünnwandige Elemente (*Hydroiden*) zerstreut liegen.

In der Rinde können Blattspuren vorkommen. Für den Bau derselben, vergleiche § 8, das Blatt (S. 21).

§ 6. Die Blattstellung.¹⁾ Die Blätter sitzen am Stämmchen immer in Spiralen, niemals gegenständig oder in Wirteln. Übrigens stimmen die vorherrschenden Blattstellungen mit denen der höheren Pflanzen überein. Dieselben Kontaktparastichen der Hauptreihe (1, 2, 3, 5, 8, u.s.w.) kommen allgemein vor. In der bryologischen Literatur findet

¹⁾ Viele Angaben über die Blattstellung bei den Laubmoosen finden sich bei: A. BRAUN. Die Tannenzapfen, 1830. W. PH. SCHIMPER. Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. Strasbourg, 1848. W. HOFMEISTER. Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868.

man noch immer die Angabe der verschiedenen Blattstellungen nach der Divergenz, welche, wie SCHOUTE¹⁾ gezeigt hat, etwas Unwesentliches ist.

Die $\frac{1}{3}$ -Divergenz findet sich bei *Fontinalis*, *Meesea tristicha*, *Georgia pellucida* und vielen anderen. Fast immer ist eine geringe Abweichung der Divergenz vorhanden. Die Blattstellung nähert sich also nur zu der $\frac{1}{3}$ -Divergenz. BRAUN (l.c.) nennt diese Abweichung, welche auch bei den höheren Divergenzen zu konstatieren ist, „gedrehte Zeilen“. Die Blattstellungslehre von SCHOUTE¹⁾ erklärt diese Tatsachen genügend durch eine (nur geringe) Änderung der Winkel zwischen den Kontaktparastichen ($1 + 2$ mit stumpfem Winkel, oder $1 + 2 + 3$, oder sogar $2 + 3$).

Die $\frac{2}{5}$ -Divergenz findet sich bei *Sphagnum*, *Bartramia*, *Aulacomnium*, u.s.w. $\frac{3}{8}$ -Divergenz zeigen *Andreaea*, *Funaria*, *Ceratodon*. Auch höhere Divergenzen der Hauptreihe ($\frac{5}{13}$ bei *Polytrichum*-Arten, $\frac{8}{21}$ bei *Leskeia*) und der ersten Nebenreihe ($\frac{4}{11}$ bei *Dicranum scoparium* nach BRAUN) sind bekannt.

Die Bryologen haben diese verschiedenen Stellungen ontogenetisch zu erklären versucht, unabhängig von den Blattstellungslehrern bei den Samenpflanzen. Ihr Ausgangspunkt dabei war, dass aus jedem Segmente ein Blatt hervorgeht. Die Segmentbildung am Scheitel war somit bestimmd für die nachträgliche Blattstellung.

Ich kann dieser Erklärung nicht in allen Teilen beipflichten. An erster Stelle sind Segment und Blatt nicht identisch. Das Segment bildet das Stämmchen, erst nach zwei Teilungen wölbt sich eine Blattpapille hervor. Diese Blattbildung kann unterdrückt werden: so entwickeln z.B. die zuerst abgeschnittenen Segmente bei der Gametophorbildung noch keine Blätter (LOTSY). Da die Blätter sich also erst am Stämmchen entwickeln, wenn dieses schon einige Zellen dick ist, kann die Anlage der ersten Segmentwand nicht entscheiden über die Blattstellung, noch weniger hat die Form der Scheitelzelle bestimmenden Wert. So gehen aus der dreischneidigen Scheitelzelle nicht nur die $\frac{1}{3}$ -Divergenz, sondern auch die höheren Divergenzen hervor. Bei *Struthiopteris* liefert eine 2-schneidige Scheitelzelle Blattstellungen der Hauptreihe, bei *Equisetum* ist eine dreischneidige Scheitelzelle vorhanden und stehen die Blätter in Wirbeln. Ein direkter Zusammenhang

¹⁾ J. C. SCHOUTE. Beiträge zur Blattstellungslehre, I. Die Theorie. Rec. trav. bot. néerl. 1913.

zwischen der Form der Scheitelzelle und der Blattstellung muss also abgelehnt werden. Meiner Meinung nach ist die Erklärung der Regelmässigkeiten in der Blattstellung bei den Laubmoosen wie bei den Phanerogamen überhaupt nicht in der Segmentbildung zu suchen. Es sind andere, innere Ursachen, welche die Blattstellung bestimmen. Vielleicht könnte die Blattstellungslehre von SCHOUTE, welche bei den höheren Pflanzen die Verhältnisse genügend erklärt, auch hier zur Hilfe herangezogen werden. Dann muss man aber jede Scheiteltorsion (CORRENS) ablehnen, und auch den Gedanken fallen lassen, dass Segment und Blattanlage identisch sind. Die Segmentierung ist das primäre, später ist noch das eine oder andere Agens nötig, welches das Auswachsen eines Segmentteiles zu einem Blatte verursacht. Die Grenzen der Verbreitungskreise von SCHOUTE dürfen nicht mit den Segment-grenzen zusammenfallen.

Die $\frac{1}{2}$ -Divergenz (= 1 + 2 mit spitzem Parastichenwinkel) ist selten. Sie kommt vor bei *Fissidens*, wo die Scheitelzelle anfänglich dreischneidig ist, bald aber zweischneidig wird. Die dreischneidige Scheitelzelle von *Schistostega* bildet eine Blattstellung mit etwa $\frac{2}{5}$ -Divergenz¹⁾, welche nachträglich bei den sterilen Sprossen durch Stengeltorsion in $\frac{1}{2}$ -Divergenz übergeht. Auch die Flagellen von *Dicranum flagellare* zeigen später eine Annäherung an die $\frac{1}{2}$ -Divergenz, welche durch Torsion aus einer höheren Divergenz entsteht.

Bei derselben Pflanze können verschiedene Divergenzen vorkommen. Das lehrt z.B. *Dawsonia*, bei der unten am Stengel $\frac{1}{3}$ -Divergenz und weiter oben höhere Divergenzen der Hauptreihe vorkommen. Wie GOEBEL²⁾ hieraus auf eine Scheiteltorsion schliessen kann, ist mir nicht klar.

§ 7. Die Verzweigung. Die Überschätzung der Ontogenie für morphologische Deduktionen und die Annahme der Identität von Blattanlage und Scheitelsegment haben auch dazu beigetragen, dass die meisten Bryologen die Äste nicht als blattachselständig auffassen. Die Zweigknospen entstehen nämlich, wie LEITGEB³⁾ zeigte, aus der

¹⁾ Nicht $\frac{1}{4}$ -Divergenz, wie LEITGEB (Das Wachstum von *Schistostega*, Mitt. n. naturw. Vereins, Graz, 1874) angibt.

²⁾ K. GOEBEL. Archegoniatenstudien X. Flora, 1906.

³⁾ H. LEITGEB. Wachstum des Stämmchens von *Fontinalis*. Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss., Wien, 1868.

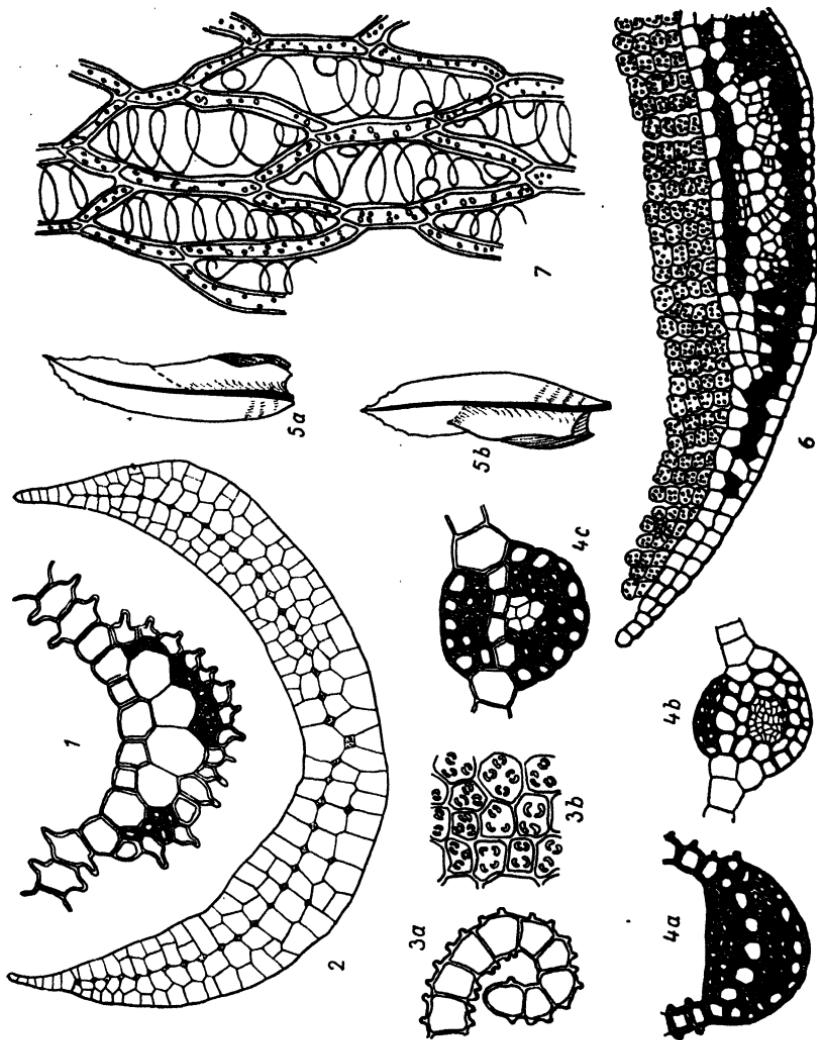


FIG. III. — 1. Mamillen bei *Oreoweisia*. 2. Querschnitt des Blattes von *Leucobryum glaucum*, aus der Blattmitte. 3. a. Spreitenrand des Blattes von *Tortula ruralis* mit Papillen. b. Flächenansicht desselben Blattes. 4. Querschnitt durch die Blattmittelrippe von a. *Aulacomnium palustre*. b. *Mnium punctatum*. c. *Mnium hornum*. 5. Blätter von *Fissidens adiantoides*. 6. Blattquerschnitt von *Polytrichum commune* mit Lamellen. 7. Blattzellnetz eines Astblattes von *Sphagnum acutifolium*.

1 nach LIMPRICHT, 2 nach LORCH, 3, 4 nach C. MÜLLER-BEROL, 5, 7 nach SCHIMPER und 6 nach GOEBEL.

untersten Zelle eines Segmentes, wovon die obere Zelle sich zur Blatt-papille hervorwölbt. Die Organologen GOEBEL, VON SCHOENAU¹⁾ u.a. meinen nun annehmen zu dürfen, dass Zweig und obenstehendes Blatt zusammenhören, weil sie demselben Segmente entstammen. Für eine morphologische Betrachtung ist diese Tatsache aber keineswegs bestimmend. Der Morphologe untersucht die Stellung der Zweige am fertigen Stämmchen. Und dann findet er (z.B. VELENovsky²⁾) die Knospe fast immer in oder etwas neben der Mediane in der Achsel eines Blattes. Die Knospe hält ihre gesetzmässige Stellung bloss zu diesem Blatte und keineswegs zu dem oberständigen Blatte ein, denn bald steht sie auf der anodischen, bald auf der kathodischen Seite des obenstehenden Blattes.

Nicht jedes Blatt trägt in seiner Achsel einen Zweig. Oft geschieht die Astanlage sehr regelmässig abwechselnd (CORRENS³⁾), wodurch eine regelmässige Verzweigung des Stämmchens auftritt.

Die Seitenzweige beginnen gewöhnlich mit bedeutend kleineren Blättchen, welche manchmal geteilt sind. Sie wachsen alle mittels einer dreischneidigen Scheitelzelle. Die Flagellen bei *Dicranum flagellare* (Bruchäste) und die Bulbillen bei *Webera* sind Zweige, sie sind blattachselständig.

Eine ganz eigene Verzweigungsart hat *Sphagnum*. Die Seitenzweige entstehen dicht unter dem jungen Gipfel des Stämmchens und verzweigen sich sofort wieder an ihrer Basis. Die so entstandenen Büschel von Seitenzweigen stehen neben der Insertion eines Blattes.

§ 8. Das Blatt. Die Blätter werden in akropetaler Folge am Stämmchen angelegt. Für die Blattstellung vergleiche § 6. Die Blätter wachsen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle, welche nur eine geringe Zahl von Segmenten bildet. Nach Erlöschen des Scheitelwachstums bleibt das Blatt am Grunde noch längere Zeit wachstumsfähig. Dieses basale, also interkalare Wachstum gibt dem Blatt die endgültige Grösse.

Eine einschneidige Scheitelzelle kommt bei einigen

¹⁾ K. GOEBEL, Organographie I. K. VON SCHOENAU. Zur Verzweigung der Laubmoose. Hedwigia, 1911.

²⁾ J. VELENovsky. Vergleichende Morphologie I, 1905. K. KAVINA. Die Verzweigung der Laubmoose. Hedwigia, 1915.

³⁾ C. CORRENS. Über Scheitelwachstum, Blattstellung, und Astanlagen des Laubmoosstämmchens, Festschrift für Schweden, 1898.

Andreaea-Arten vor. GOEBEL fand bei *Buxbaumia* keine Scheitelzelle. DENING¹⁾ gibt neuerdings an, dass zweifellos auch hier eine zweischneidige Scheitelzelle vorhanden ist.

Das Blatt ist stets einfach und meistens einschichtig, nur selten ist es einige Zellen dick (*Grimmia bicolor*, *Leucobryum*). Die Mittelrippe aber ist immer mehrschichtig und bisweilen auch der Blattrand und der Blattgrund. Die Mittelrippe teilt die Blattspreite (Lamina) in eine linke und eine rechte Hälfte. Die beiden Hälften sind scheinbar symmetrisch, auf Querschnitten junger und erwachsener Blätter fand POTTIER²⁾ fast immer asymmetrische Anordnung der Zellen.

Die Grösse der Moosblätter schwankt erheblich, die grössten Blätter (3 cm) fand GOEBEL bei *Syrrhopodon*.

Morphologisch interessant ist die Frage, ob die Blätter der Laubmose denen der Phanerogamen homolog oder nur analog sind. VELENovsky³⁾ meint, dass nur Analogie vorherrschen kann, deshalb schon, weil die Blätter bei den Moosen und bei den Phanerorganen verschiedenen Generationen angehören. Diese Tatsache genügt für mich nicht, die Homologie zu verneinen. Die Blätter zeigen dieselben regelmässigen Stellungen, sie werden in akropetaler Folge am Scheitel angelegt, sie besitzen begrenztes Wachstum, und sie nehmen zu dem ganzen Pflanzenkörper ein gleiches Verhältnis ein wie bei den Samenpflanzen. Überdies zeigen die Experimente von den Brüdern MARCHAL⁴⁾, dass die von ihnen erhaltenen diploiden Gametophyten normal gebildete Blätter besitzen. Meines Erachtens sind die Moosblätter im morphologischen Sinne den Blättern der Phanerogamen homolog.

Die Insertion der Blätter ist quer zur Längsachse des Stämmchens und sehr breit. Das Blatt ist somit ungestielt. Durch nachträgliche Änderungen kann die Insertion schief und sogar (*Schistostega*) längs gerichtet werden.

Die Seite des Blattes, welche dem Stämme zugekehrt ist, ist meistens hohl. Sie wird die Innen-oder Oberseite, auch oft die V e n t r a l-

¹⁾ K. DENING. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gametophyten von *Buxbaumia aphylla*. Verh. naturh. Ver. f. Rheinland, 1929.

²⁾ J. POTTIER. Sur la dissymétrie de structure de la feuille du *Mnium spinosum*. Bern, 1917. J. POTTIER. Recherches sur le développement de la feuille des Mousses. Bull. de la Soc. Bot. Fr., 1920.

³⁾ J. VELENovsky. Vergleichende Morphologie, 1913.

⁴⁾ EL. et EM. MARCHAL. Aposporie et sexualité chez les Mousses. Bull. Acad. Roy. Belg., 1907, 1909, 1911.

seite genannt. Die abaxiale Seite ist also die Aussen- oder Unterseite (= Dorsalseite). Nicht immer sind Ventral- und Dorsalseite eines Blattes gleich entwickelt (vgl. *Sphagnum*).

Eine scharfe Gliederung in eine Scheide und eine Spreite findet man nur bei den *Polytrichaceen* und *Dawsoniaceen*. Der Scheidenteil umgibt das Stämmchen meist als halber Hohlzylinder. Zwischen Scheide und Spreite ist an der Ventalseite ein Schwellgewebe¹⁾ von annähernd isodiametrischen Zellen eingeschaltet.

Die Blätter an demselben Stämmchen sind nicht alle gleich gebaut, man unterscheidet:

a. Niederblätter, an den unterirdischen und den basalen Stammteilen, diese besitzen eine geringe Spreitenentwicklung.

b. Laubblätter, die gewöhnlichen Stammblätter.

c. Hochblätter, mit einer auffälligen Spreitenentwicklung. Sie schützen die Geschlechtsorgane (Perichaetialblätter).

Überdies sind oft (z.B. *Sphagnum*) die Blätter der Äste anders entwickelt als die Stammblätter.

Die Blattspreite ist parenchymatisch (Zellen 4—6-seitig) oder prosenchymatisch (Zellen stark verlängert). Die Zellwände sind glatt, oder sie besitzen *Mamilien* (Vorwölbungen der unverdickten Wand) oder *Papillen* (Zellwandverdickungen). (Fig. III, 1, 3).

Der Blattrand ist meist einschichtig, kann ganz oder gezähnt sein. Bisweilen wird der Rand mehrschichtig (z.B. 2-schichtig bei *Grimmia*). Deutlicher ist die Randzone zu unterscheiden, wenn die Randzellen stereiden Charakter erhalten haben (*Mnium*).

Die Mittelrippe besteht aus mehreren Zellschichten, sie verläuft von der Basis zur Spitze, ist einfach oder gabelig. Bisweilen kommen zwei kleinere Rippen vor (*Neckera*). Die Rippe erreicht die Blattspitze nicht oder sie tritt aus. Dieses Austreten geschieht vielfach als verlängerte Borste oder Granne (*Grimmia*, *Tortula muralis*).

Der Querschnitt der Mittelrippe²⁾ kann homogen sein

¹⁾ E. BASTIT. Recherches anatomiques. Rev. gén. de Bot., 1891. W. LORCH. Der feinere Bau und die Wirkungsweise des Schwelgewebes bei den Blättern der *Polytrichaceen*. Flora, 1911. H. VON GUTTENBERG. Die Bewegungsgewebe. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd V, 1926.

²⁾ P. G. LORENTZ. Studien zur vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Flora, 1867. DERS. Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Jahrb. Wiss. Bot., 1869. J. POTTIER. Recherches sur le développement de la feuille des Mousses. Ann. d. Sc. nat., 1921.

(*Andreaea*), ist aber meistens mehr differenziert. LORENTZ unterscheidet in diesem Falle (Fig. III, 4, 6):

a. eine tangentiale (bisweilen zwei) Reihe weitlumiger Zellen, deren Wände gar nicht oder nur schwach verdickt sind. Diese Zellen erscheinen beinahe als inhaltsleer und führen vielleicht nur Wasser. Er nennt sie Deuter, sie sind mit den Hydroiden des Stämmchens zu vergleichen.

b. nach aussen (d.h. dorsalwärts) schliessen oft englumige, zartwandige Zellen an, welche LORENTZ Begleiter nennt. Es sind vielleicht Lepidoideen, und diese Zellen sind denen des einfachen Zentralstranges gleich gebaut.

c. die Zellen nach der ventralen Seite der Deuterreihe nennt LORENTZ Bauchzellen, die nach der dorsalen Seite Rücken-zellen. Diese Zellen sind sehr verschieden entwickelt, vielfach sind dickwandige, englumige Zellen (Stereidene) vorhanden, an beiden Seiten bei *Mnium hornum* (Fig. III, 4c), nur dorsal bei *Tortula*.

Im allgemeinen endet die Mittelrippe im Blattgrunde. In wenigen Fällen setzt sie sich als Blattspur im Stämmchen nach unten fort. Die sogenannten falschen Blattspuren (*Bryum*, *Mnium*, *Funaria*) verlieren sich in der Rinde. Die echten Blattspuren bei *Dawsonia* (UNGER), *Polytrichum* und *Splachnum* (LORENTZ) stehen mit dem Zentralstrang in unmittelbarer Verbindung. So treten bei *Dawsonia* die Begleiter mit den Rindenzellen in Verbindung, während die Deuter sich den Hydroiden des Zentralstranges anlegen.

Abweichend gebaut sind die einschichtigen *Sphagnumblätter*. Sie bestehen aus zweierlei Zellen (Fig. III, 7): grosse, inhaltslose Zellen, oft mit Spiralbändern und Poren (Hyalinzellen) und dazwischen kleinere, langgestreckte Zellen, reich an Chlorophyll. Diese Chlorophyllzellen bilden ein Netzwerk, dessen Maschen durch die Hyalinzen aufgefüllt werden. Auf einem Querschnitt ist die Form und Lage der Chlorophyllzellen sehr verschieden. Sie sind entweder an beiden Seiten freiliegend, oder nach einer Seite verschoben, bisweilen sogar ganz von den Hyalinzen eingeschlossen.

Das Blatt der *Leucobryaceen*¹⁾ ist mehrschichtig. Ein Querschnitt (Fig. III, 2) zeigt Wasserzellen mit Poren und ein bis drei Tangentialreihen kleinerer Chlorophyllzellen.

¹⁾ W. LORCH. Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora, 1894.

Bei *Fissidens* (Fig. III, 5) und *Orthorrhynchium* besitzen die oberen Blätter am Rücken der Rippe einen Auswuchs (Dorsalflügel), der sich oberhalb der Spreitenspitze fortsetzt und zusammen mit der grösseren Spreitenhälfte den Fortsatzz bildet. Die Rippe erreicht die Spitze dieses Fortsatzes.

Die Blätter vieler *Polytrichaceen* (Fig. III, 6) besitzen längs (und neben) der Rippe meist auf der Blattoberseite (also ventral) mehrzellige Zellreihen (Lamine). Die Zellen enthalten reichlich Chlorophyll. Oft sind die Spitzenzellen abweichend gestaltet.

Ausserdem findet man verzweigte Zellfäden auf der Mittelrippe des Blattes bei *Aloina*, *Pterygoneurum* und *Crossidium*.

§ 9. **Trichome.** Die Trichome sind Bildungen der Oberflächenzellen, welche keine regelmässige Anordnung zeigen. So entstehen Rhizoiden hauptsächlich an der Basis des aufrechten Stämmchens, bei kriechenden Formen jedoch an der ventralen Seite. Die Rhizoiden treten bisweilen in solcher Menge auf, dass sie einen dichten, meist rotbraunen Filz bilden (*Aulacomnium*). Sie sind morphologisch mit den Rhizoiden des Protonemas identisch, besitzen z.B. meist auch schieffgestellte Wände. Bei den *Sphagnum*-Arten fehlen Rhizoiden. Bei *Polytrichum*¹⁾ können die Rhizoiden sich umeinander schlingen, wodurch lange Rhizoidstränge gebildet werden.

Andere Trichomgebilde treten schon in der Scheitelregion auf: die Keulenhaare (Fig. I, 4). Diese entstehen bei allen Laubmoosen oberhalb der Papille eines Blattes, meistens mehrere Haare nebeneinander. Bisweilen finden sie sich auch an der Basis der Blattfläche (*Dawsonia*). Jedes Haar ist eine einzige Zellreihe, wovon die Endzelle oft keulenförmig angeschwollen ist. Sie bilden Schleim (nach GOEBEL²⁾).

Die Oberflächenzellen können unter besonderen Umständen auch grunes Protonema³⁾ bilden. Dieses sekundäre Protonema kann aus Moosknospen neue Gametophoren hervorbringen, es ist dem primären Protonema homolog.

Besondere Trichome sind noch die Paraphyllien, welche vorkommen bei *Climacium dendroides*, *Thuidium tamariscinum*, *Hylo-*

¹⁾ F. VAUPEL. Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten. Flora, 1903.

²⁾ K. GOEBEL. Morphologische und biologische Studien. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 1888.

³⁾ J. WESTERDIJK, Zur Regeneration der Laubmose. Rec. trav. bot. néerl., 1907.

comium proliferum (Fig 1, 3), *Loeskeobryum brevirostre* und noch einigen Arten. Es sind teilweise reich verzweigte Fäden, teilweise flächenförmige Gebilde. Diese letzteren sind rippenlos, ihre Zellen führen Chlorophyll. Morphologisch sind es keine Blätter, denn ihre Stellung ist keine regelmässige. Es sind besonders stark entwickelte Trichomgebilde.

§ 10. Die Antheridien. Die Gametangienstände sind Gruppen von Sexualorganen, umgeben von Hüllblättern. Sie sind ein- (*Funaria*) oder zwei-geschlechtlich (*Phascum*). Die eingeschlechtlichen (männlichen und weiblichen) Gametangienstände können an demselben Stämmchen oder an verschiedenen vorkommen. LINDBERG¹⁾ unterscheidet in dieser Hinsicht mehrere Gruppen, welche hier nicht näher aufgezählt werden können.

Das *Androecium* (männlicher Gametangienstand) (Fig. IV, 1) besteht aus einigen Antheridien, von Hochblättern (*Perigonium*) umgeben und mit Paraphysen gemischt. Die Paraphysen sind im allgemeinen Zellfäden mit kugelig angeschwollenen Endzellen, in seltenen Fällen gehen sie in eine Zellfläche über (*Polytrichum*).

Die *Antheridien* (Fig. IV, 5) sind gestielte, ovale oder kugelrunde (*Sphagnum*, *Andreaea*) Säckchen, deren Wand aus einer einzigen Zellschicht besteht. Die Wandzellen führen zunächst Chloroplasten, erhalten später durch Chromoplasten eine rote oder braune Farbe. Im Innern findet sich ein kleinzelliges Gewebe, der Komplex von Spermatozoidmutterzellen. Jede dieser Zellen enthält ein Spermatozoid, welches an seiner Spitze zwei lange Cilien trägt (*bicipilia*).

Aus der Scheitelzelle und aus den Oberflächenzellen der jüngsten Segmenten entwickelt sich durch Vorstülpung ein Antheridium²⁾. Die

¹⁾ S. O. LINDBERG. Sur la morphologie des mousses. *Rev. bryol.*, 1886.

²⁾ W. HOFMEISTER. Vergleichende Untersuchungen. Leipzig, 1851. H. LEITGEB. Entwicklung der Antheridien bei *Fontinalis* und *Sphagnum*. *Sitzber. k. Akad. d. Wiss. Wien*, 1868 und 1869. H. LEITGEB. Die Antheridienstände der Laubmoose. *Flora*, 1882. K. GOEBEL. Über die Antheridienstände von *Polytrichum*. *Flora*, 1882. K. GOEBEL. Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. *Suppl. Ann. jard. bot. Buitenzorg*, 1898. K. GOEBEL. Morphologische Bemerkungen. *Flora*, 1902. A. SATTER. Zur Kenntnis der Antheridienstände einiger Laubmoose. *Ber. d. bot. Ges.*, 1884. J. SCHÄR. Über den Bau und die Art der Entleerung der reifen Antheridien bei *Polytrichum*. *Ber. d. bot. Ges.*, 1897. F. VAUPEL. Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten. *Flora*, 1903. E. MELIN. Bemerkungen über das Antheridium von *Sphagnum acutifolium*. *Svensk bot. Tidskrift*, 1915.

Papille wird meistens quer geteilt, wodurch ein kurzes Stielchen gebildet wird. In der Endzelle entsteht nun eine zweischneidige Scheitelzelle, welche Segmente bildet. In akropetaler Folge findet in diesen Segmenten eine Differenzierung statt, indem perikline Wände zentral gelegene Zellen von peripheren trennen. Die Aussenzellen werden weiter radial geteilt und bilden die einschichtige Antheridiumwand. Die inneren Zellen teilen sich mehrfach und bilden den Komplex von Spermatozoidmutterzellen (Fig. IV, 5).

Die Scheitelzelle stellt bald die Segmentbildung ein. Das letzte Segment und die Scheitelzelle bilden den Deckel des Antheridiums. Diese Scheitelkappe besteht aus einer oft grösseren Anzahl Zellen mit stark verdickten Wandungen. Bisweilen ist jedoch ihre Zahl auf 1—2 beschränkt (*Funaria*), während *Sphagnum* keine scharfbegrenzte Öffnungskappe besitzt.

Bei der Reife platzt die Wandung der Zellen der Öffnungskappe, nachdem diese Wände verquollen sind. Die übrigen Wandungszellen bleiben intakt. Die Spermatozoidmutterzellen werden ausgestossen, ihre Wände verschleimen und die Spermazellen werden frei.

Die Antheridiendstände stehen terminal, sowohl an der Hauptachse wie an den Seitenachsen. Bei *Fontinalis* z.B. bildet der kurze Seitenast erst einige Blätter und dann Antheridien. Bei *Sphagnum*¹⁾ sind die Antheridien blattachselständig. Das ist dieselbe Stellung wie bei den Seitenzweigen. Man nimmt nun in der Literatur an, dass der Seitenast hier auf ein Antheridium reduziert ist. Bei *Polytrichum*²⁾ ist dann die Reduktion noch nicht so weit fortgeschritten, der Seitenast bildet Antheridiengruppen ohne Blätter.

Die Antheridiendstände sind also meistens (immer?) Seitenzweige. Die Paraphysen sind Trichomgebilde, identisch mit den Keulenhaaren. Die Antheridien kann man gleichfalls als Trichomgebilde auffassen (LEITGEB) oder mit Blättern homolog setzen. Dieses morphologische Problem ist jedoch nicht endgültig gelöst.

Bei einigen Moosen kommen Zwergmännchen³⁾ vor. Es

¹⁾ H. LEITGEB. Die Antheridiendstände der Laubmoose. Flora, 1882.

²⁾ W. HOFMEISTER. Vergleichende Untersuchungen. Leipzig, 1851. H. LEITGEB. Die Antheridiendstände der Laubmoose. Flora, 1882. K. GOEBEL. Über die Antheridiendstände von *Polytrichum*. Flora, 1882.

³⁾ M. FLEISCHER. Die Musci der Flora von Buitenzorg II, Leiden, 1902—1904. G. SCHELLENBERG. Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten Beih. Bot. Zentralbl., 1920.

sind kleine männliche Pflanzen, welche nur einige Blätter und Antheridien bilden und dann absterben (z.B. *Leucobryum*). Sie entstehen oft aus dem Rhizoidenfilz des weiblichen Stammes.

§ 11. Die Archegonien. Das *Gynaecium* (weiblicher Gametan-
genstand) (Fig. IV, 2) besteht aus einigen Archegonien, die von
Hüllblättern (*Perichaetium*) umgeben und oft mit einfach ge-
bauten Paraphysen gemischt sind.

Die Archegonien (Fig. IV, 3) sitzen auf einem massiven Stielchen. Sie setzen sich zusammen aus zwei Teilen: dem Archegonbauch, welcher eiförmig angeschwollen ist, und dem Halsstück, der bisweilen kurz (*Ephemerum*, *Orthotrichum*), meistens aber lang und tordiert ist. Die Bauchwand ist zweischichtig, die Halswand ist immer nur eine Zelle dick. Die axiale Zellenreihe des Halses endet unten mit einer grossen Zelle, der Eizelle. Diese füllt den ganzen Bauch. Darüber liegt die Bauchkanalzelle und dann kommen die eigentlichen Halskanalzellen. Diese letzteren verschleimen, der Schleim presst die Deckelzellen auseinander, wodurch der Halskanal geöffnet wird¹⁾.

Das erste Archegonium kann aus der Scheitelzelle entstehen, geht aber meistens aus einer Oberflächenzelle der soeben abgeschiedenen Segmente hervor²⁾. Es bildet sich eine Hervorwölbung, welche mittels einer periklinen Wand abgetrennt wird. In der Endzelle entsteht eine zweischneidige Scheitelzelle in üblicher Weise. Diese Scheitelzelle bildet eine verschiedene Zahl Segmente, welche zunächst den Stiel aufbauen (Fig. IV, 4). Danach fängt der Aufbau des eigentlichen Archegons an, wobei nach den Angaben in der Literatur die Scheitelzelle dreischneidig wird. Die drei Segmentreihen bauen die Bauch- und Halswand auf. Außerdem entsteht nach unten eine zentrale Zellreihe, woraus die Eizelle, die darüberliegende Bauchkanalzelle und die Halskanalzellen hervorgehen.

Abweichend ist der Aufbau des *Sphagnum*-Archegoniums³⁾, da

¹⁾ F. ZIELINSKI. Beiträge zur Biologie des Archegoniums. *Flora*, 1910.

²⁾ E. VON JANCZEWSKI. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsge-
schichte des Archegoniums. *Bot. Zeit.*, 1872. L. A. GAYET. Recherches sur l'em-
bryogénie et l'archégone chez les Muscinaées. *Ann. Sc. nat.*, 1884. E. KÜHN. Ent-
wicklungsgeschichte der Andreaeaceen. Leipzig, 1870. G. S. BRYAN. The Archegonium
of *Catharinaea angustata*. *Bot. Gaz.*, 1917.

³⁾ G. S. BRYAN. The archegonium of *Sphagnum subsecundum*. *Science*, 1914/15.
Bot. Gaz., 1915. F. MELIN. Über das Archegonium von *Sphagnum squarrosum*.
Svensk bot. Tidskrift, 1916.

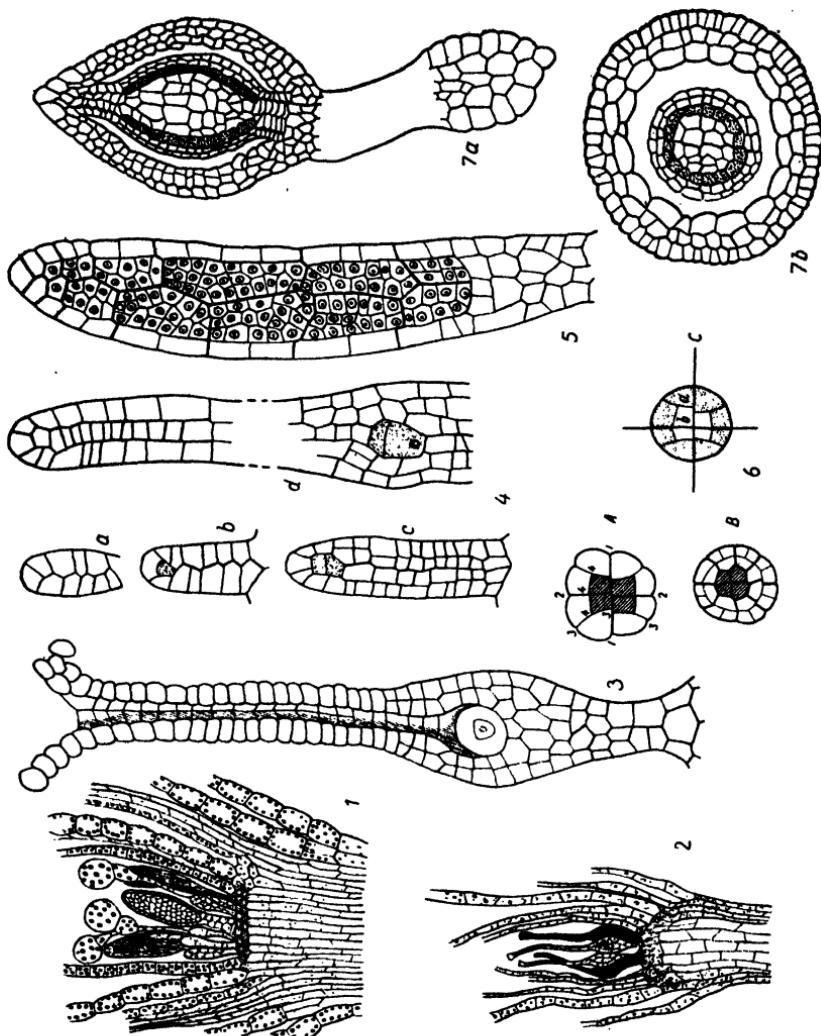


FIG. IV. — 1. Längsschnitt durch männlichen Gametangienstand von *Funaria* mit Antheridien und Paraphysen. 2. Längsschnitt durch weiblichen Gametangienstand von *Funaria* mit Archegonien. 3. Längsschnitt des reifen Archegonums von *Andreaea*. 4. Archegonienentwicklung bei *Mnium undulatum*. Die Eizelle und Bauchzelle punktiert. 5. Längsschnitt eines Antheridiums von *Catharinaea undulata*. Die Segmentwände durch dickere Linien hervorgehoben. 6. Schematische Darstellung der Sporogenentwicklung bei *Phascum* nach KIENITZ-GERLOFF. A. Amphithecium und Endothecium (schräffiert) vorhanden. B. Weitere Teilungen im Amphithecium. C. Weiterentwicklung des Endotheciums. a. Archespor mit dem inneren Sporesack. b. Kolumella. 7. a. Längsschnitt durch das junge Sporogon von *Phascum*. b. Querschnitt durch dasselbe. Das Archespor punktiert.

1, 2 nach SACHS, 3 nach KÜHN, 4 nach GOEBEL, 5 nach C. MÜLLER-BEROL, 7 nach KIENITZ-GERLOFF, 6 Original, schon eher veröffentlicht.

hier keine dreischneidige Scheitelzelle vorhanden ist. Die Wandzellen des Halses und die Kanalzellen entstehen interkalar aus einer einzigen Zellschicht.

Die Archegonien und die Antheridien sind homologe Gebilde¹⁾. Der Komplex der Spermatozoidmutterzellen entspricht den Innenzellen des Archegoniums. Letztere sind alle steril geworden mit Ausnahme der Eizelle und in seltenen Fällen der Bauchkanalzelle. Für diese Homologie sprechen auch die Übergangsgebilde zwischen Antheridien und Archegonien, welche LINDBERG²⁾ bei *Brachythecium erythrorhizum* beobachtet hat.

Die Archegonienstände sind also auch als Seitenzweige zu deuten, die Archegonien vielleicht den Blättern homolog zu setzen (vgl. S. 24).

Nach der Kopulation der Eizelle mit einem Spermatozoid, wächst die Zygote zum Sporophyten aus. Die ersten Entwicklungsstadien desselben werden im nächsten Paragraphen beschrieben.

§ 12. Der junge Sporophyt. Der junge Sporophyt entwickelt sich aus der befruchteten Eizelle, welche noch im Archegonbauch eingeschlossen ist. In der Zygote tritt zunächst eine Querwand auf. In jeder Hälfte bildet sich ein Vegetationspunkt mit einer Scheitelzelle. Die unterste teilt sich unregelmässig und bildet den Fuss, welcher durch die untere Wand des Archegoniumbauchs hindurchwächst und in das Gewebe des Gametophyten eindringt, ohne mit dem Gewebe desselben zu verwachsen. Der Sporophyt lässt sich bei vielen Arten leicht herausziehen. Anatomisch kann der Fuss einen Zentralstrang zeigen oder nicht (*Fontinalis*). Überdies ist bisweilen Stereom anwesend³⁾.

Die obere Scheitelzelle des Embryos teilt sich regelmässig und bildet einen stielförmigen Körper, welcher sich später in *Seta* (Stiel, § 13) und *Theca* (Kapsel, enthält die Sporen, § 14) differenziert. Indem sich der stielförmige Sporophyt nach oben hin verlängert, zerreißt er die Bauchwand des Archegons (welche durch Radialteilungen vorher sehr an Umfang zugenommen hat), hebt den oberen Teil der meist quer durchgerissenen Archegoniumwand als sogenannte *Kalyptra*

¹⁾ K. MEYER. Zur Frage von der Homologie der Geschlechtsorgane und der Phylogenie des Archegoniums. *Biol. Zeitschr. Moskau*, 1912.

²⁾ S. O. LINDBERG. Übergang weiblicher Organe zu männlichen bei einem Blattmoose. *Öfv. k. Sv. Vet. Akad. Förh.*, 1879.

³⁾ Näheres bei W. LORCH. *Anatomie der Laubmoose*, 1931.

(Haube, § 16) hervor. Der untere Teil umgibt kragenartig den Stiel der Kapsel (*Vaginula*).

Der junge Embryo wächst an seiner Spitze meist mit einer zweischneidigen Scheitelzelle, welche also zwei Segmentreihen bildet. KIENITZ-GERLOFF¹⁾ beschreibt die ersten Entwicklungsstadien des *Phascum*-Sporogons sehr ausführlich. Auf Querschnitten (Fig. IV, 6, A) kann man die weitere Differenzierung am leichtesten verfolgen. Senkrecht auf der Segmentwand 1—1 (= primäre Hauptwand nach KIENITZ-GERLOFF) entsteht eine Radialwand 2—2 (sekundäre Hauptwand), wodurch vier Quadranten gebildet sind. Nun folgt eine Antikline (3—3), welche von der Hauptwand ausgeht. So entstehen acht Zellen, vier dreiseitige und vier vierseitige. In letzteren werden durch eine perikline Wand (4—4) Innenzellen abgeschnitten. Diese bilden das Endothecium, die acht Aussenzellen das Amphithecium. Das Amphithecium und das Endothecium entwickeln sich nun völlig unabhängig voneinander. Überdies sind von diesem Stadium an die Teilungen in den zu Seta, Apophyse und Kapsel sich entwickelnden Abschnitten nicht mehr dieselben. Im eigentlichen Kapselteil tritt eine perikline Wand im Amphithecium auf, das somit zweischichtig wird (Fig. IV, 6, B). Die innere Schicht bildet schliesslich den äusseren Sporensack. In der peripheren Schicht teilen sich die Zellen radial, dann periklin und wieder radial, fast regelmässig abwechselnd. Die Zahl der Zellen einer Schicht bleibt 16, 32 oder wird sogar 64 und 128. Alle diese Zellen bilden die Kapselwand.

Der äussere Sporensack kann bald dem gesteigerten Wachstum der Kapselwand nicht folgen, es bildet sich ein Hohlräum, durch den sich Spannfäden hinziehen, welche von der Kapselwand herrühren (Fig. IV, 7).

Das Endothecium teilt sich in derselben Weise wie die ursprünglichen vier Quadranten (Fig. IV, 6, C). Auch hier bilden sich vier Innenzellen, welche sich durch unregelmässige Teilungen zu der Kolumella entwickeln und acht Aussenzellen, welche sich noch zweimal periklin teilen, wodurch drei Schichten auftreten. Die Zellen der an das Amphithecium unmittelbar angrenzenden Schicht bilden das Archespor, aus den Zellen der beiden anderen Schichten geht der innere Sporensack hervor. Bei *Polytrichum* entwickelt sich ein innerer Interzellular-

¹⁾ F. KIENITZ-GERLOFF. Über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel. Bot. Zeit., 1878.

larraum zwischen der Kolumnella und dem inneren Sporesack.

Bei den meisten *Bryales* geht die embryonale Entwicklung in der selben oder in etwas modifizierter Weise vor sich. So fehlt bei *Funaria* die Antikline und tritt sofort in den vier Quadranten eine perikline Wand auf¹⁾.

Mehr abweichend ist die Entwicklung bei *Archidium* (LEITGEB), *Andreaea* und *Sphagnum* (WALDNER). Die Einzelheiten sind hier nicht näher angeführt, man vergleiche die zitierte Literatur. Allein sei noch mitgeteilt, dass bei *Sphagnum* keine zweischneidige Scheitelzelle auftritt und dass das Archespor aus dem Amphithecum hervorgeht. Es überdacht die Kolumnella wie eine Glocke.

§ 13. Die Seta. Die Seta ist von sehr ungleicher Länge, fehlt der Anlage nach bei keinem Laubmoose, ist jedoch bei manchen Moosen (z.B. *Archidium*) fast rudimentär. Sie wird bei *Sphagnum* und *Andreaea* von einem Pseudopodium, einem unbeblätterten Spross des Gametophyten, ersetzt.

Die Seta ist rot oder gelb, und in trocknem Zustande oft schraubig gedreht (*Ceratodon*, *Funaria*). Die Epidermis ist glatt oder mit Warzen (*Brachythecium*) versehen.

Ein Querschnitt²⁾ durch die Seta zeigt uns von aussen nach innen:

a. die Epidermis, welche von einem Zylinder mechanischen Gewebes (Stereiden) gebildet wird. Die Epidermis ist einige Zellen dick und wird in der Literatur oft Stereom genannt. Bisweilen

¹⁾ N. J. C. MÜLLER. Die Entwicklungsgeschichte der Kapsel von *Ephemerum*. Jahrb. Wiss. Bot., 1867. E. KÜHN. Zur Entwicklungsgeschichte der Andreaeaceen. Leipzig, 1870. F. VOUK. Entwicklung des Sporogoniums von *Orthotrichum*. Sitzber. k. Akad. Wiss. Wien, 1876. H. LEITGEB. Das Sporogon von *Archidium*. Sitzber. k. Akad. Wiss. Wien, 1880. M. WALDNER. Die Entwicklung der Sporogone von *Andreaea* und *Sphagnum*. Bot. Zeit., 1879 (vorl. Mitteilung). Leipzig, 1887. J. R. VAIZEY. On the anatomy and development of the sporogonium of the mosses. Journ. Linn. Soc., 1888. J. R. VAIZEY. On the morphology of the sporophyte of *Splachnum luteum*. Proc. roy. Soc. Lond., 1889. Ann. of Bot., 1891. H. KUNTZEN. Entwicklungsgeschichte des Sporogons von *Ceratodon*. Berlin, 1912. K. MEYER. Entwicklung des Sporogons von *Catharinaea undulata*. Moskau, 1922. H. WENDEROTH. Beiträge zur Kenntnis des Sporophyten von *Polytrichum juniperinum*. Plantae, 1931.

²⁾ Ausser den oben zitierten Arbeiten sei noch genannt: E. BÜNGER. Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapsel. Bot. Zentralbl., 1890.

ist eine Hyalodermis mehr oder minder deutlich entwickelt (vgl. das Stämmchen, § 5).

b. die Rinde (auch hier oft Grundgewebe genannt), welche aus parenchymatischen Zellen, bisweilen mit Interzellularräumen, besteht.

c. den Zentralstrang, welcher nicht immer vorhanden ist. Er besteht im einfachsten Falle aus langgestreckten dünnwandigen Zellen (Hadrom), welche also mit den Zellen des einfachen Zentralstranges im Stämmchen und mit den Begleiterzellen in der Blattmittelrippe völlig übereinstimmen. Bisweilen werden diese Hadromzellen umgeben von einem ein- (*Funaria*) oder zweischichtigen (*Meesia*) Mantel von Zellen mit stereidem Charakter. Diese Zellen sind wohl langgestreckt, jedoch nicht prosenchymatisch. In dieser Schutzscheide kommen Durchlasszellen vor.

Bei *Polytrichum* und *Dawsonia* ist der Zentralstrang zusammenge- setzt aus Hydroiden, welche von einigen Schichten Stereom umgeben werden. Bei *Dawsonia polytrichoides* ist noch ein Ring weitlumiger Zellen zwischen Stereom und Rinde eingeschaltet.

Bei den *Polytrichaceen*, *Dawsoniaceen* und bei *Buxbaumia* ent- stehen in den erwachsenen Seten durch Vergrösserung der Inter- zellularräume zwischen den Rindenzellen schliesslich eine oder mehrere Lufträume. Durch Kollaps der Rindenzellen werden diese Räume vergrössert. Der Zentralstrang kollabiert ebenso, bleibt meistens einseitig mit dem peripherischen Gewebe in Zusammenhang.

Wenn das apikale Wachstum des Sporophyten beendet ist, hat die Seta meistens noch nicht ihre endgültige Länge erreicht. Der weitere Längenzuwachs geschieht nach GOEBEL¹⁾ auf Rechnung eines interkalaren Meristems an der Kapselbasis (*Catharinaea*). LORCH²⁾ gibt noch ausführliche Mitteilungen über dieses Meristem.

Bisweilen ist auch in der Seta die Grenze zwischen Amphithecum und Endothecium zu verfolgen. So fand ich bei *Polytrichum*³⁾, dass die Epidermis und die Rinde dem Amphithecum angehören, während der Zentralstrang aus dem Endothecium hervorgeht. KIENITZ- GERLOFF gibt dasselbe für *Phascum* an. Wie diese Sache sich verhält, wenn kein Zentralstrang vorhanden ist, ist mir nicht bekannt.

¹⁾ K. GOEBEL. Organographie II.

²⁾ W. LORCH. Anatomie der Laubmoose, 1931.

³⁾ R. VAN DER WIJK. Über den Bau und die Entwicklung der Peristomzähne bei *Polytrichum*. Rec. trav. bot. néerl., 1929.

§ 14. Die eigentliche Kapsel oder Theca. Äusserlich besteht die Mooskapsel aus der Apophyse (welche fehlen kann), der Urne, dem Ringe und dem Deckel.

Die **A p o p h y s e** ist eine Anschwellung am oberen Ende der Seta, welche sich deutlich von der Urne absetzt (*Polytrichum*). Geht das obere Ende der Seta allmählich in die Urne über, so nennt man den massiven, sterilen Gewebsteil wohl **H a l s**, einen Namen, welcher nach LORCH überflüssig ist.

Die Urne ist der Abschnitt der Kapsel, in dem sich die Sporen bilden. Ihr oberer Rand heisst Mündung oder **S t o m a**. An der Mündung finden sich oft Fortsätze, welche zusammen das **Peristom** (§ 15) bilden.

Der Deckel fehlt bei *Andreaea*, *Archidium* und noch vielen anderen Arten. Wenn er vorhanden ist, bildet er den oberen Teil der Kapsel, welcher die Mündung abschliesst und sich zur Zeit der Sporenreife ablöst.

Der **R i n g** oder **A n n u l u s** ist eine zwischen Urnenwand und Deckel liegende gürtelförmige Zone, von einer oder mehreren über einander gelagerten Zellen, welche meist unverdickte Wände besitzen. Die Ringzellen enthalten eine Substanz, welche dazu dient durch Quellung zur Zeit der Sporenreife die Loslösung des Deckels herbeizuführen¹⁾.

Die Anatomie der Apophyse ist von LORCH eingehend beschrieben worden. Die Epidermis ist weniger kräftig entwickelt wie in der Seta, die Rinde hat sich aber ungemein verbreitet, ihre Zellen sind radial gestreckt und zum Teil sehr reich an Chlorophyll. Die in der Seta oft vorhandene Hadromscheide verschwindet nach oben, und eine Stärkescheide aus dünnwandigen Zellen tritt auf. Diese umgibt den verbreiterten Zentralstrang, dessen Zellen nur kurz sind und den Zellen der Kolumella ähneln.

Bei den *Splachnaceen* ist die Apophyse breiter als die Urne, und hier bildet sich ein grosser Luftraum mit chlorophyllreichen Spannfäden in der Rinde.

Ein Querschnitt durch die Urne zeigt von aussen nach innen:

a. die **E p i d e r m i s** oder Kapselwand. Die Aussenzellen besit-

¹⁾ H. DIHM. Untersuchungen über den Annulus der Laubmoose. *Flora*, 1894. Er nennt den Inhalt **S c h l e i m**, während C. STEINBRINCK (B e r. d. b o t. G e s., 1883) und W. LORCH (Anatomie der Laubmoose, 1931) dies verneinen.

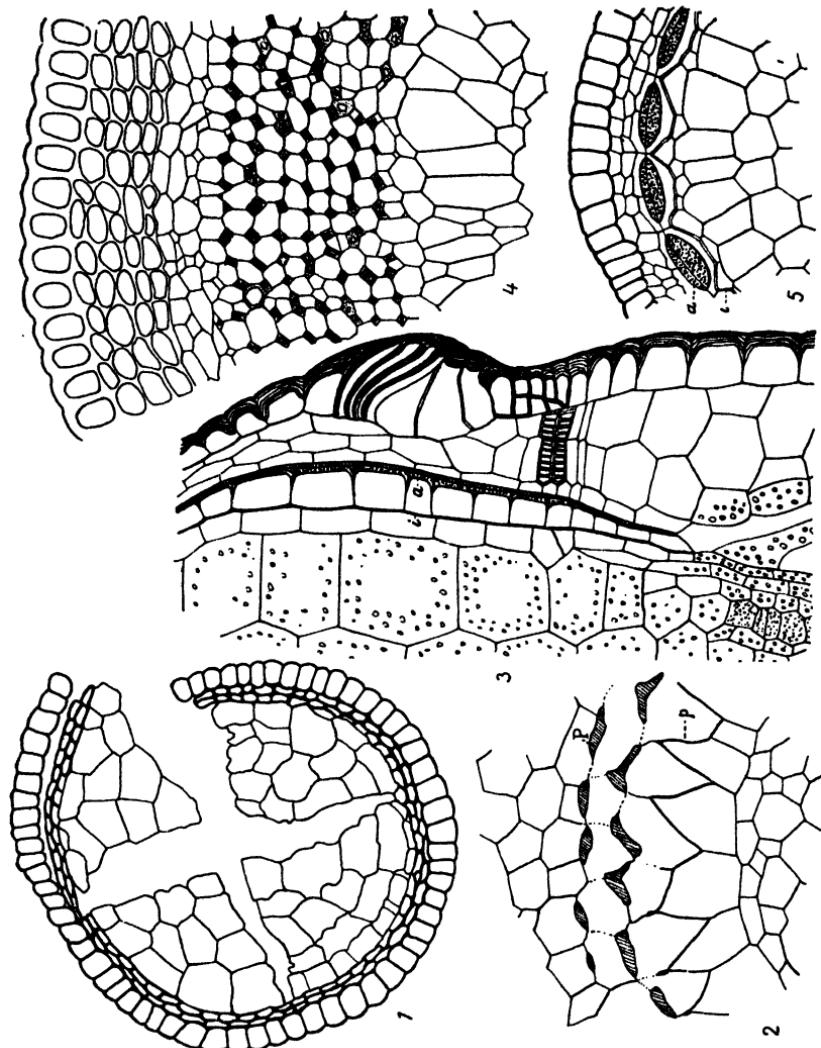


FIG. V. — 1. Querschnitt durch eine unreife Kapsel von *Georgia pellucida*. 2. Querschnitt durch das noch nicht reife Peristom von *Buxbaumia indusiata* p. Peristomhaut. P. Exostom. 3. Peristombildung bei *Funaria*. i. Endostom. a. Exostom. 4. Querschnitt durch den Deckel von *Dawsonia superba*. 5. Peristombildung bei *Hypnum silvicum*. i. Endostom. a. Exostom.

1, 5 nach LANTZIUS-BENINGA. 2, 4 nach GOEBEL. 3 nach SACHS.

zen meist sehr verdickte Wände, darauf folgen Wasserzellen und dann Zellen, reich an Chlorophyll. Diese grenzen dann an den Interzellularraum; auch die Spannfäden besitzen reichlich Chlorophyll.

b. den äusseren Sporensack.

c. das Archespor, worin sich die Sporen bilden. Auf die zytologischen Verhältnisse bei dieser Sporenbildung wird hier nicht eingegangen¹⁾.

d. den inneren Sporensack.

e. die Kolumella.

Nur bei *Polytrichum* kommt zwischen d und e ein innerer Interzellularraum mit Assimilationsgewebe vor, das somit zum Endothecium gehört.

Die Kolumella besteht aus weitlumigen, zartwandigen Zellen und wird von HABERLANDT für ein Wassergewebe gehalten.

Die Aussenwand der Apophyse und wenn diese fehlt, der untere Teil der Urnenwand, trägt die Spaltöffnungen (Stomata). Jedoch ist die Verteilung dieser Spaltöffnungen sehr verschieden, es kommt sogar vor, dass sie über die ganze Kapselwand verteilt sind. Die Stomata sind meist zweizellig (Fig. VI, 1), in seltenen Fällen bestehen sie aus einer Zelle (*Funaria*), jedoch mit zwei Zellkernen. Bei *Polytrichum*-Arten kommen vierzellige Spaltöffnungen vor. Der Bau der Spaltöffnungen stimmt im allgemeinen mit dem bei den Phanerogamen überein. Sie liegen im Niveau der Epidermis oder sind eingesenkt (*Mnium*). Die Spaltöffnungen haben Anstoss gegeben zu vielen phylogenetischen Deduktionen²⁾. VELENOVSKY³⁾ hat aus dem Vorhandensein von echten Spaltöffnungen, in Verbindung mit dem grünen Palissadengewebe und dem Schwammparenchym der Kapsel die Homologie zwischen dem Laubmoosporogonium und einem Blatte der Phanerogamen festzustellen versucht. Meines Erachtens genügen die angeführten Gründe nicht für eine derartige Homologie.

Der Deckel besteht aus einer Epidermis und einem parenchymatischen Innengewebe. Bei der Reife zieht sich das Innengewebe vertrocknend im Grunde des Deckels zusammen, zerreißt also die Ver-

¹⁾ Vergleiche die Abschnitte Cytologie und Karyologie in diesem „Manual“.

²⁾ O. PORSCHE. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena, 1905.
H. KUHLBRODT. Über die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates am Sporophyten der Laubmoose. Beitr. z. allg. Bot. Bd II, 1923.

³⁾ J. VELENQVSKY. Vergleichende Morphologie, 1905.

bindung mit der ebenfalls einschrumpfenden Kolumella. Bisweilen bleibt der Deckel aber mit der Kolumella verbunden (*Tayloria*).

Eine ganz eigenartige Bildung ist das Epiphragma¹⁾ bei den *Polytrichaceen*. Es sind die obersten übereinander gelagerten Schichten des Endotheciums in der Theca. Die Oberwände sind dicht mit Papillen besetzt. Die Peristomzähne liegen mit ihren Spitzen in kleinen Aushöhlungen des Epiphragmas und sind mit diesem verbunden. Nach der Entdeckelung schliesst das Epiphragma zusammen mit den Peristomzähnen die Kapselmündung nach aussen ab.

§ 15. Das Peristom.²⁾ Das Peristom setzt sich aus zahn-, faden- oder wimperförmigen Fortsätzen zusammen. Man findet eine einzige Reihe Peristomzähne (einfaches Peristom) oder eine doppelte Reihe (doppeltes Peristom, Exostom nach aussen und Endostom nach innen).

Die Zahl der Peristomzähne ist sehr verschieden. Beim einfachen Peristom und beim Exostom ist die Zahl vielfach bei derselben Art konstant und wohl 4 (*Georgia*), 8, 16 (*Brachythecium*), 32 (*Catharinaea*) oder 64 (*Polytrichum*). Diese konstante Anzahl Peristomzähne wird hinreichend erklärt durch die regelmässige Abwechslung von radialeh und periklinen Teilungen im Amphithecum. Darin liegt es nämlich begründet, dass die Querschnitte konzentrische Kreise zeigen, deren Zellenzahl entweder 2×4 , oder 4×4 , 8×4 und sogar 16×4 und mehr beträgt. Da nun die Anlage des Peristoms, wie bei allen *Bryales* festgestellt ist, in einem bestimmten Kreise dieses Amphithecums erfolgt, wird die konstante Zahl der Zähne begreiflich. Wohl könnte es zuerst befremden, dass eine regelmässige Abwechslung von Teilungen zu einer solchen genauen Ort- und Zahlbestimmung genügt. Dieses ändert sich aber, wenn man feststellt, dass die Zahl fast nie so konstant 16, 32 oder 64, ist wie gewöhnlich angegeben wird (VAN DER WIJK, l.c.).

¹⁾ R. VAN DER WIJK. Über den Bau und die Entwicklung der Peristomzähne bei *Polytrichum*. Rec. trav. bot. nér., 1929. W. LORCH. Anatomie der Laubmoose 1931. H. WENDEROTH. Beiträge zur Kenntnis des Sporophyten von *Polytrichum juniperinum*. Plantae, 1931.

²⁾ S. LANTZIUS-BENINGA. Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristomes. Nov. Act. Acad. Leop., 1847. H. PHILIBERT. Études sur le peristome. Rev. bryol. 1888.

Die Peristomanlage findet sich bei allen *Bryales* im Amphithecum über dem Ringe. Bei einigen Gattungen herrschte zunächst noch Zweifel. GOEBEL¹⁾ hat aber für *Dawsonia* eindeutig festgestellt, dass das borstenförmige Peristom dem Amphithecum angehört. Meiner Meinung nach bildet auch *Georgia* keine Ausnahme. In der Figur V, 1 einer nicht reifen Kapsel (nach LANTZIUS-BENINGA) ist das Gewebe in 4 Sektoren gespalten. In einer reifen Kapsel ist aber das grosszellige, dünnwandige Gewebe verschwunden, es darf also nicht zu den Peristomzähnen gerechnet werden.

Das Peristom von *Georgia* bildet sich aus zwei konzentrischen Schichten, den beiden inneren des dreischichtigen Amphithecums. Die Zellwände sind fast alle verdickt. Die Zähne bestehen also aus ganzen Zellen.

Bei den anderen *Bryales* ist die Peristombildung auch auf die zwei innersten konzentrischen Schichten des Amphithecums zurückzuführen. Aus den Untersuchungen von EVANS und HOOKER über das *Ceratodon*-Peristom²⁾ folgt, dass die Peristomzähne Verdickungen der mittleren Wand der zwei genannten Schichten sind. Die Zähne dieses einfachen Peristoms bestehen somit aus Zellwandstücken, nicht aus ganzen Zellen. Die angrenzenden Radialwände sind nur teilweise verdickt und bilden die Lamellen, Querleisten und Querbalken an den Zähnen.

Auch bei *Dicranum* besteht das Peristom aus Zellwandstücken, jedoch sind bei einigen Arten (LANTZIUS-BENINGA) an der Basis die Radialwände und auch die Aussenwand verdickt, sodass hier ganze Zellen den Zahn aufbauen. Bei *Splachnum* verdicken sich die Aussenwand, die Mittelwand und die Radialwände zwischen diesen beiden Wänden. Dieses aus ganzen Zellen gebildete Peristom ist also nur scheinbar einfach, blieben die Radialwände unverdickt, so hätten wir ein doppeltes Peristom. In dieser Weise ist das doppelte Peristom von *Funaria* von dem *Splachnum*-Peristom abzuleiten. Das Endostom bei *Funaria* (Fig. V, 3) ist dann homolog mit dem einfachen Peristom von *Ceratodon*. Das erklärt sofort den abweichenden Bau dieses Endostoms (es ist zahnartig), seine Stellung (es ist opponiert) und auch das Fehlen eines Vorperistoms bei *Funaria*.

¹⁾ K. GOEBEL. Archegoniatenstudien X. Flora, 1906.

²⁾ A. W. EVANS and H. D. HOOKER. Development of the peristome in *Ceratodon purpureus*. Bull. Torrey Bot. Club, 1913.

Es gibt nun noch eine grosse Zahl *Bryales* (*Mnium*, *Hypnum*) mit doppeltem Peristom. Das Endostom ist hier aber sehr abweichend entwickelt: eine Basilarmembran mit schmalen Zähnen und mit Wimpern. Aus den Figuren von LANTZIUS-BENINGA (Fig. V, 5) ist nun zu sehen, dass hier die Mittelwand und die Innenwand verdickt werden, das heisst die Grenze zwischen Amphithecum und Endothecium. Bei diesen Peristomen ist also das Exostom dem einfachen Peristom von *Ceratodon* homolog.

Diese Hypothesen sind noch nicht endgültig begründet, weitere Untersuchungen sind in dieser Hinsicht noch nötig.

Bei *Buxbaumia* (Fig. V, 2) sind zwar zuerst zwei Zellschichten zu erkennen, doch in der inneren treten Zellteilungen auf. Diese neuen Wände bilden eine Membran, die mehr nach aussen gelegenen Wände ein Endostom und ein Exostom.

Bei *Polytrichum*¹⁾ (Fig. VI, 2) sind auch primär zwei konzentrische Zellschichten vorhanden, welche sich durch perikline Zellteilungen in der äusseren Zellschicht zu einem Komplex von vier konzentrischen Zellschichten entwickeln. In dieser Zone, welche mehrere Zellen hoch ist, bildet sich durch eine Faltung infolge von Reck- und Druckkräften das abweichende Peristom. Die Peristomzähne setzen sich nämlich aus ganzen U-förmigen Zellen zusammen. Das Peristom ist einfach, da es nur eine Reihe Zähne gibt, die Zellen sind aber vierreihig angeordnet.

Auch bei *Dawsonia* (Fig. V, 4) kommen mehrere (vielleicht 8) konzentrische Zellreihen vor (GOEBEL). Bestimmte Zellwände verdicken sich, andere bleiben dünn und werden zerstört. Das Peristom ist borstenförmig, die Borsten stehen in mehreren konzentrischen Reihen. Das *Dawsonia*-Peristom unterscheidet sich noch wesentlich von dem von *Polytrichum*. Die Zellen sind schief gegliedert und das Peristom setzt sich weit nach oben im Deckelgewebe fort.

V. DERSCHAU²⁾ hat gezeigt, dass der eigentliche Verdickungsvorgang der Wände auf Apposition beruht.

¹⁾ R. VAN DER WIJK. Über den Bau und die Entwicklung der Peristomzähne bei *Polytrichum*. Rec. trav. bot. néerl., 1929. W. LORCH. Anatomie der Laubmoose, 931. H. WENDEROTH. Beiträge zur Kenntnis des Sporophyten von *Polytrichum juniperinum*. Plantae, 1931.

²⁾ M. VON DERSCHAU. Die Entwicklung der Peristomzähne des Laubmoosporogoniums. Bot. Centralbl., 1900.

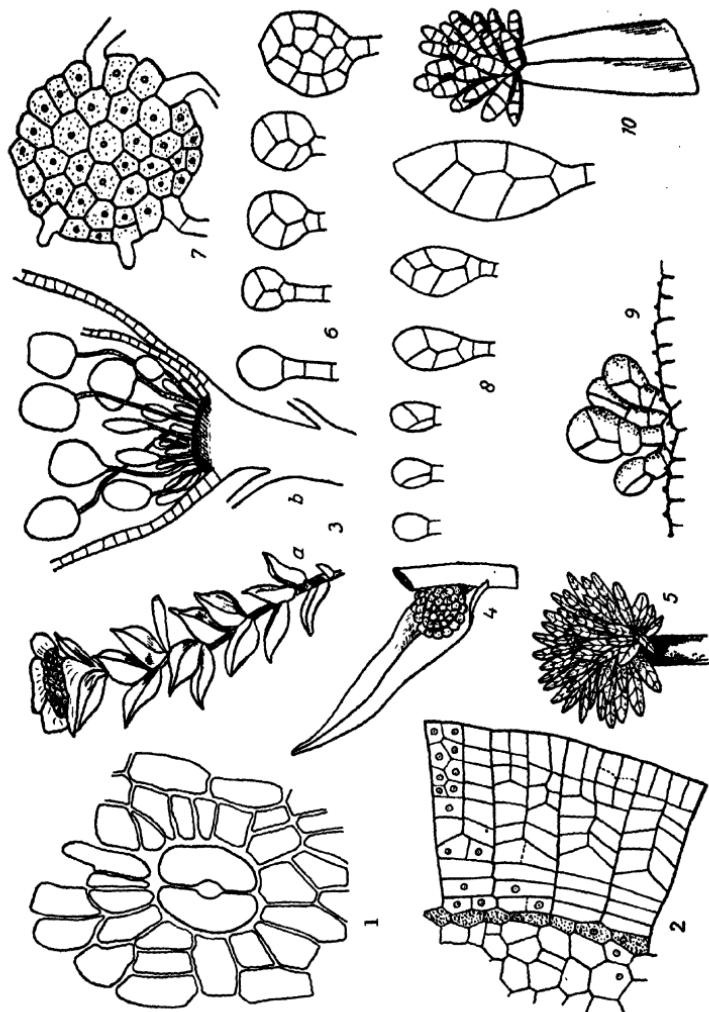


FIG. VI. — 1. Spaltöffnung aus der Kapselwand von *Orthotrichum*. 2. Querschnitt durch die Basis der Peristombildungszone bei *Polytrichum*. Das Archespor punktiert. 3. a. Ein Brutorgane tragendes Stämmchen von *Georgia pellucida*. b. Querschnitt durch das Köpfchen. 4. Brutkörper bei *Bryum erythrocarpum*. 5. Brutköpfchen von *Aulacomnium androgynum*. 6. Entwicklung der Brutorgane bei *Georgia pellucida*. 7. Ein fertiger, auskeimender Brutkörper von *Georgia pellucida*. 8. Entwicklung der Brutorgane bei *Aulacomnium androgynum*. 9. Blattrippe mit Brutköpfen bei *Tortula papillosa*. 10. Blatt mit Brutorganen bei *Ulota phyllantha*.

1, 9 nach LIMPRICH, 8, 6, 7, 8 nach C. MÜLLER-BEROL, 4, 10 nach SCHIMPER, 5 nach BERGGREN, 2 Original, schon eher veröffentlicht.

Die Peristomzähne zeigen eine grosse Vielgestaltigkeit, welche für die Systematik sehr wichtig ist, worauf hier aber nicht näher eingegangen wird.

§ 16. Die Haube.¹⁾ Die Haube (*Kalyptra*) gehört noch dem Gametophyten an, da sie der sich vergrössernde Archegoniumbauch ist, der bei den meisten *Bryales* vom Sporophyten emporgehoben wird. Während des Wachstums des Sporophyten schützt die Kalyptra die noch junge Theka. Sie ist im allgemeinen um so derber gebaut, je mehr Austrocknungsgefahr besteht. Die Kalyptra umgibt das Sporogon mützenförmig, oder sie wird nachträglich durch die heranwachsende Urne aufgeschlitzt (kappenförmig). Die Kalyptra besitzt oft Haare, einzelne bei *Orthotrichum*, viele bei *Polytrichum*. Die Haare sind entweder einzellig oder sie bilden Zellfäden und Zellflächen. GOEBEL hält sie für Protonemafäden begrenzten Wachstums.

§ 17. Die vegetative Vermehrung.²⁾ Neben der geschlechtlichen Fortpflanzungsweise können sich viele Laubmoose durch Stecklinge, durch bestimmte Brutorgane oder durch sekundäres Protonema vermehren.

Die Stecklinge und Brutorgane können entweder Teile des Stämmchens oder der Blätter und des Protonemas sein. An einem zerschnittenen Achsenorgan wächst meist der Vegetationspunkt weiter. Wenn dieser fehlt, übernehmen ruhende Astanlagen die Weiterentwicklung. Oft bilden sich aus Oberflächenzellen Protonemafäden³⁾. Bei den Blattbruchstücken geschieht die Keimung immer durch Protonema. Entweder können alle Zellen die Fähigkeit zur Protonemabildung besitzen, oder nur bestimmte. So wachsen z.B. bei *Dicranum viride* fast immer nur die Deuterzellen der Rippe aus. Oft gibt es aber Initial-

¹⁾ F. HY. Recherches sur l'archègone et le développement du fruit des Musciniées. ANN. NAT., 1884. F. ZIELINSKI. Beiträge zur Biologie des Archegoniums und der Haube der Laubmoose. Flora, 1910. P. JANZEN. Die Haube der Laubmoose. Hedwigia, 1916.

²⁾ C. CORRENS. Über die Brutkörper der *Geigeria pellucida* und der Laubmoose überhaupt. Ber. d. bot. Ges. 1895, 1896. C. CORRENS. Über die Vermehrung der Laubmoose durch Laub- und Sprossstecklinge. Ber. d. bot. Ges. 1898. C. CORRENS. Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena, 1899.

³⁾ J. WESTERDIJK. Zur Regeneration der Laubmoose. Rec. trav. bot. néerl., 1907.

zellen, welche ihren embryonalen Charakter beibehalten haben. Diese Initialzellen (= *Nematogone*) übernehmen die Weiterentwicklung.

Die Brutorgane besitzen vielfach Einrichtungen für eine leichte Ablösung: zwischen zwei Zellen (*schizolyt*) oder durch eine Zelle mit desorganisiertem Inhalte (*rhexolyt*). Im letzten Falle kann die Trennungszelle (*Trema*) langgestreckt (*Dolichotmema*) oder kurz (*Brachytmema*) sein.

Am einfachsten geschieht die Vermehrung dadurch dass das verzweigte Stämmchen vom Grunde her abstirbt, wodurch die Äste selbstständig werden. Auch kann das Stämmchen brüchig sein, und an einer beliebigen Stelle durch Berührung zerbrechen. Weiter kommen besondere Bildungen vor z.B. die kleinblättrigen Triebe bei *Dicranum flagellare*. Wenn die Trennungszone sich unterhalb der Endknospe der Äste befindet, entstehen *Brutknospen* (*Campylopus flexuosus*). Liegt diese Stelle jedoch an der Basis, so nennen wir sie *Bruchäste* (*Mniobryum albicans*). Die achselständigen Bulbillen bei *Bryum erythrocarpum* (Fig. VI, 4) und *Webera prolifera* sind als reduzierte Seitenäste aufzufassen.

Bei den Blättern finden sich zwei Möglichkeiten: sie besitzen keine bestimmte Bruchstelle und sind den Astblättern gleich (*Bruchblätter*), oder es gibt eine bestimmte Bruchstelle und die Blätter sind verschieden entwickelt (*Brutblätter*). Im letzten Falle kann die Trennung *rhexolyt* (*Grimmia fragilis*) oder *schizolyt* (*Tortella fragilis*) sein.

Die Bildung der Brutblätter wird oft besonderen Sprossen übertragen. Bei *Aulacomnium androgynum*¹⁾ (Fig. VI, 5, 8) sind es nackte Pseudopodien. An der Spitze befindet sich ein Köpfchen dichtgedrängter Brutkörper. Die Bildung dieser Brutkörper geschieht durch Protonemabildung, erst entsteht ein Trägerfaden, bald bildet sich in einer Papille eine zweischneidige Scheitelzelle, welche nur 5 Segmente entwickelt.

Bei *Georgia pellucida*¹⁾ (Fig. VI, 3, 6, 7) befinden sich die Brutkörper an der Spitze besonderer Triebe, innerhalb einer mehrblättrigen Hülle. Die Brutkörper sind linsenförmig mit Nematogenen an ihrem Außenrande.

¹⁾ C. MÜLLER-BEROL. Über die Entwicklung der Brutkörper von *Aulacomnium androgynum*. Ber. d. bot. Ges. 1897. W. J. JONGMANS. Über Brutkörper bildende Laubmoose. Rec. trav. bot. néerl. 1907. TH. HERZOC. Mitteilungen über neue und wenig bekannte Formen von Brutorganen bei Laubmoosen. Flora, 1920.

Das Protonema kann auch Brutkörper bilden. Der einfache Fall ist der, dass der Protonemafaden brüchig ist. So entstehen die Ketten von Brutkörpern bei *Didymodon rigidulus*. Die Brutkörper können entweder Zellkörper (*Zygodon viridissimus*, *Georgia pellucida*) oder Zellfäden sein (*Amblystegium Sprucei*, wo das Protonema stammbürtig, und *Ulota phyllantha* (Fig. VI, 10), wo es blattbürtig ist).

CHAPTER II

MORPHOLOGIE UND ANATOMIE DER HEPATICAE

von

H. BUCH (Helsingfors)

§ 1. Kurze Übersicht der Geschichte und der wichtigsten Literatur.
Die Forschungen von MICHELI¹⁾, von dem ziemlich eingehende Beschreibungen und namentlich gute Abbildungen von Lebermoosen stammen, und der bekannten Systematiker DILLEN und LINNÉ haben kaum irgend welche Spuren in der Lebermoosmorphologie und -Anatomie hinterlassen, weil diese Autoren natürlich nur geringe Voraussetzungen hatten, auf Grund deren sie die Organe richtig deuten konnten. Um so bewunderungswürdiger waren die Leistungen des nur wenig jüngeren SCHMIEDEL²⁾ (1718—1792), von denen die Entdeckung des Lebermoosantheridiums, die Deutung desselben als männliches Organ und die richtige Erklärung der Funktion bei den Sporen und Elateren die wichtigsten sind. Ein ganzes Jahrhundert kam man in der Erforschung der Geschlechtsorgane und der Entwicklung des Embryos nicht viel weiter. Bemerkenswert war eigentlich nur die Entdeckung der Spermatozoiden durch UNGER und MEYEN³⁾, die auch ihre Funktion richtig auslegten. Die Erforschung des anatomischen Baues machte aber Fortschritte namentlich durch MIRBELS⁴⁾ klassische Arbeit über *Marchantia* und durch NAEGELIS⁵⁾ Entdeckung der Scheitelzelle und

¹⁾ Nova plantarum genera etc. auctore PETRO ANTONIO MICHELIO, Florentiae, 1729.

²⁾ CASIMIRUS CHRISTOPHORUS SCHMIEDEL, Icones Plantarum et Analyses partium pars I. 1747. — De Jungermanniae charactere, 1760.

³⁾ Über die Anthere von Sphagnum von Herrn Stadt- und Landgerichts-Physikus Dr. UNGER in Kitzbühl, Flora 18 (1834), p. 145. — J. MEYEN, Neues System der Pflanzenphysiologie, III (1839) p. 286.

⁴⁾ M. MIRBEL, Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha*, Mémoires de l'académie royale des sciences de l'institut de France t. XIII (1885), p. 386.

⁵⁾ C. NAEGELI, Wachstumsgeschichte der Laub- und Lebermoose. Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik von M. J. SCHLEIDEN und CARL NAEGELI, 2. Heft, Zürich 1845.

ihrer Segmentierung bei *Metzgeria* und dem Moosstamme. NAEGELI war überhaupt der erste, der Gesetzmässigkeiten im Aufbau embryonaler Pflanzenteile erkannte. 1851 brachte HOFMEISTER¹⁾ unsere Kenntnis einen Riesenschritt vorwärts: Generationswechsel, Eizelle, Befruchtung, die Entwicklung der Eizelle zum Embryo, die Erklärung des Zellenaufbaues der Bryophyten u.s.w.! Die Arbeiten von LEITGEB, JANCZEWSKI, KIENITZ-GERLOFF u.a. brachten wichtige Ergänzungen. LEITGEBS²⁾ Untersuchungen über die Lebermoose bilden ein unentbehrliches Handbuch der Ontogenie vieler Lebermoosorgane. K. GOEBEL hebt in einer geschichtlichen Übersicht hervor, dass die Forscher dieser Periode, in ihrem Eifer die Entwicklungsgeschichte klar zu legen, die Funktion und den Bau der fertigen Organe oft vernachlässigten. Er selbst, wie auch seine Schule, ist es später gewesen, der gerade den Zusammenhang zwischen Bau und Funktion in zahlreichen Publikationsserien beschrieben hat. Auch interessieren ihn die Entwicklungsreihen. Wichtig ist namentlich seine Entdeckung der „absteigenden“ Entwicklungsreihen bei den Lebermoosen. Der mächtige Aufschwung in der Erforschung der aussereuropäischen Lebermoose während der letzten 55 Jahre durch Systematiker wie R. SPRUCE, V. SCHIFFNER und A. W. EVANS ist auch der Morphologie und Anatomie zugute gekommen. — Zusammenfassende Arbeiten sind u.a. CAMPBELL³⁾, Mosses and Ferns, vor allem aber GOEBELS⁴⁾ Organographie und HERZOGS⁵⁾ Anatomie.⁶⁾

§ 2. Die Organe der Lebermoose lassen sich auf wenige „Grundorgane“ oder „Grundorgangruppen“ verteilen:

Beim Gametophyten: 1) der Vegetationskörper selbst

¹⁾ W. HOFMEISTER, Vergleichende Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen u. s. w., Leipzig, 1851. Über die Stellung der Moose im System, Flora 35 (1852), p. 1.

²⁾ H. LEITGER, Untersuchungen über die Lebermoose (Heft. 1—6) (1874—1881).

³⁾ D. H. CAMPBELL, The structure and development of mosses and ferns. Edit. 2. (New York, 1905).

⁴⁾ K. GOEBEL, Organographie der Pflanzen. Zweiter Teil: Bryophyten-Pteridophyten. Dritte, umgearbeitete Auflage (Jena 1930). (Die erste Aufl. erschien 1898, die zweite 1915).

⁵⁾ Anatomie der Lebermoose von Dr. TH. HERZOG, Handbuch der Pflanzenanatomie von K. LINSBAUER II. Abt. 2. Teil: Bryophyten (Band VII/1).

⁶⁾ In den zwei letzten Arbeiten erwähnte Tatsachen werden in der folgenden Darstellung meist ohne Literaturhinweise wiedergegeben. Früher nicht veröffentlichten Tatsachen wird das Wort „Originalmitteilung“ beigefügt.

(§ 3) mit seinen zwei Haupttypen, dem *thalloartigen* (§ 4) und dem *stammartigen* (§ 5) Vegetationskörper, 2) die Anhangsorgane (§§ 6—10) und 3) das Gametangium (§ 11).

Beim Sporophyten: 1) der Vegetationskörper (§ 12), 2) die Anhangsorgane (§ 13) und 3) das Sporangium (§ 14).

Unter Vegetationskörper verstehe ich einfach das, was übrig bleibt, wenn man sich die übrigen Organe entfernt denkt. Als Anhangsorgane bezeichne ich alle diejenigen Organe, die — ähnlich wie ein Haar bei Gefäßpflanzen — aus einer einzigen embryonalen, nicht isolierten Oberflächenzelle des Vegetationskörpers entstehen, mit Ausnahme des Gametangiums, das als Erzeuger der Geschlechtszellen, der Gameten, eine Sonderstellung beansprucht. Desgleichen das Sporangium, aus dessen Sporenmutterzellen die Sporen durch Reduktionsteilung entstehen.

§ 3. Der Vegetationskörper des Gametophyten beginnt seine Entwicklung mit der Keimung einer Zelle eines besonderen Vermehrungsorganes (Spore, Brutorgan) oder einer beliebigen Zelle (mit Ausnahme der befruchteten Eizelle) eines beliebigen, isolierten lebenden Lebermoosteiles¹⁾. Hierbei entstehen meist zuerst Jugendstadien, die unter dem Namen *Protonema* (I : 1,2) zusammengefasst werden. Das Protonema entwickelt sich entweder durch die Segmentierung einer bald entstehenden Scheitelzelle (I : 1) oder ohne Vermittlung einer solchen (z.B. bei den Marchantiaceen). Es besteht gewöhnlich aus wenigen, gleichartigen chlorophyllhaltigen Zellen, die alle Ernährungsaufgaben erfüllen, und trägt keine Anhangsorgane oder höchstens Rhizoiden, sehr selten einzelne einfache Schleimpapillen. Die *Folgeförm* des Vegetationskörpers besitzt stets eine Scheitelzelle (I : 15; III : 7—11), die entweder aus der eventuell vorhandenen Protomascheitelzelle hervorgeht oder am Protonema neu entsteht, und ist, ausser bei den Calobryaceen, dorsiventral gebaut, meist plagiotrop und in der Dorsal-Ventralrichtung mehr oder weniger abgeflacht.

Die Verzweigung des Vegetationskörpers erfolgt auf zweierlei Art, seitlich in der Ebene der Abflachung und ventral. Die Zweige werden entweder exogen und terminal oder endogen angelegt. Im letzteren Falle durchbricht der Zweig beim Heranwach-

¹⁾ Auch bei der Keimung von Sporophytenzellen entstehen nämlich Gametophytenvegetationskörper; aber diese enthalten dann die doppelte Chromosomenzahl. Bei den Lebermoosen sind diesbezügliche Keimversuche nur mit *Anthocerosporophyten* gelungen.

FIG. I. — 1 Sporenbürtiges Protonema von *Lejeunea cavifolia*; oben die Scheitelzelle. 2 Unterer Teil eines aus einer Spore entstandenen Individuums von *Sphenolobus Michauxii*; unterhalb s Protonemakörper, oberhalb beblätterter Spross ($180 \times$). 3 Detail der Pflanze der Fig. 4 ($200 \times$); in der dreizellreihigen Partie der Rippe bildet die äusserste Zellreihe rechts den „Anschluss“ der Zweigrippe an die Hauptachsenrippe 4 Verzweigtes *Metzgeria furcata*-Thallusende in Dorsalsicht ($36 \times$); links Hauptachse; rechts Zweig; a, „Rippenanschluss“. 5 Brutkörper von *Blasia pusilla* (stark vergr.); rechts und links eine Initialzellreihe, aus denen neue Sprosse (die zwei mittleren Zellen) und Rhizoiden (die zwei äussersten Zellen) entstehen; unten der Stiel. 6 *Cephalozia bicuspidata*-Spross ($36 \times$); b Blatt, bei dem an Stelle der ventralen Hälfte ein Zweig (links) entstanden ist. 7 Aus einem Knöllchen k¹ entstandener Spross von *Fossumbronia tuberifera*; k die neue Knolle. 8—12 *Marchantia polymorpha* ($8—10\ 200 \times$; 11 schwach 12 stärker vergr.). 8 einzellige, papillenförmige Brutkörperanlage (oben), aus einer Oberflächenzelle durch zwei einander schneidende Zellwände entstanden. 9 die Papille (= der Keimschlauch) durch eine Zellwand quergeteilt; aus der obersten Zelle entsteht der vielzellige Brutkörper (= die Keimscheibe), aus der unteren der einzellige Stiel. 10 medianer Längsschnitt, dem kürzeren Diameter parallel, durch einen noch nicht losgelösten Brutkörper; nur die untere Hälfte und keine Zellen gezeichnet; unten die Stielzelle und das „Korboden“-Gewebe. 11 junger Brutkörperbehälter von oben; die Brutkörperscheiben stehen stets quer auf der Längsachse des Thallus. 12 Fertiger Brutkörper; rechts und links eine Mulde, in deren Boden der Vegetationspunkt sich befindet. 13 Brutzellen erzeugendes kopfförmiges Stammende von *Haplzia caespiticia* im Längsschnitt (schwach vergr.). 14 Friedrig verzweigter *Lepidozia reptans*-Spross ($36 \times$); a das erste Blatt des Zweiges; b Blatt, an dem statt des Unterlappensein Zweigentstanden ist. 15, 16 *Metzgeria furcata* (schematisch); die Segmentierung der Scheitelzelle und die Entstehung (15) und Weiterentwicklung (16) eines Zweiges; s Scheitelzelle der Mutterachse; s¹ Scheitelzelle des Zweiges; w Wand durch die s¹ in 15 entstanden ist; *Doppellinie*: Segmenthauptwände; *Strichlinie*: erste Teilungswand in den Segmenten; durch sie wird die Rippe abgegrenzt; *Punktlinie*: zweite Teilungswand in den Segmenten; d i e s c h r a f f i e r t e n P a r t i e n: Rippenzellen, die den Anschluss der Zweigrippe an die Hauptachsenrippe bilden; die übrigen Zellteilungen nicht gezeichnet. 17 Brutzellen enthaltende, prall gespannte und zerrissene, leere Mittellamellenkammern aus einem Brutzellenköpfchen von *Haplzia caespiticia*. 18 *Radula* sp. Blattrandstück mit einem aus einer Initialzelle entstandenen Brutkörper; s die nach Abfallen eines Brutkörpers am Blatt zurückgebliebene Zelle. 19 Brutkörper von *Leptoleia Goebelii*, mit vier Haftorganen und zwei Scheitelzellen (oben und unten). — 1, 7, 18 und 19 nach GOEBEL, die übrigen Originale.

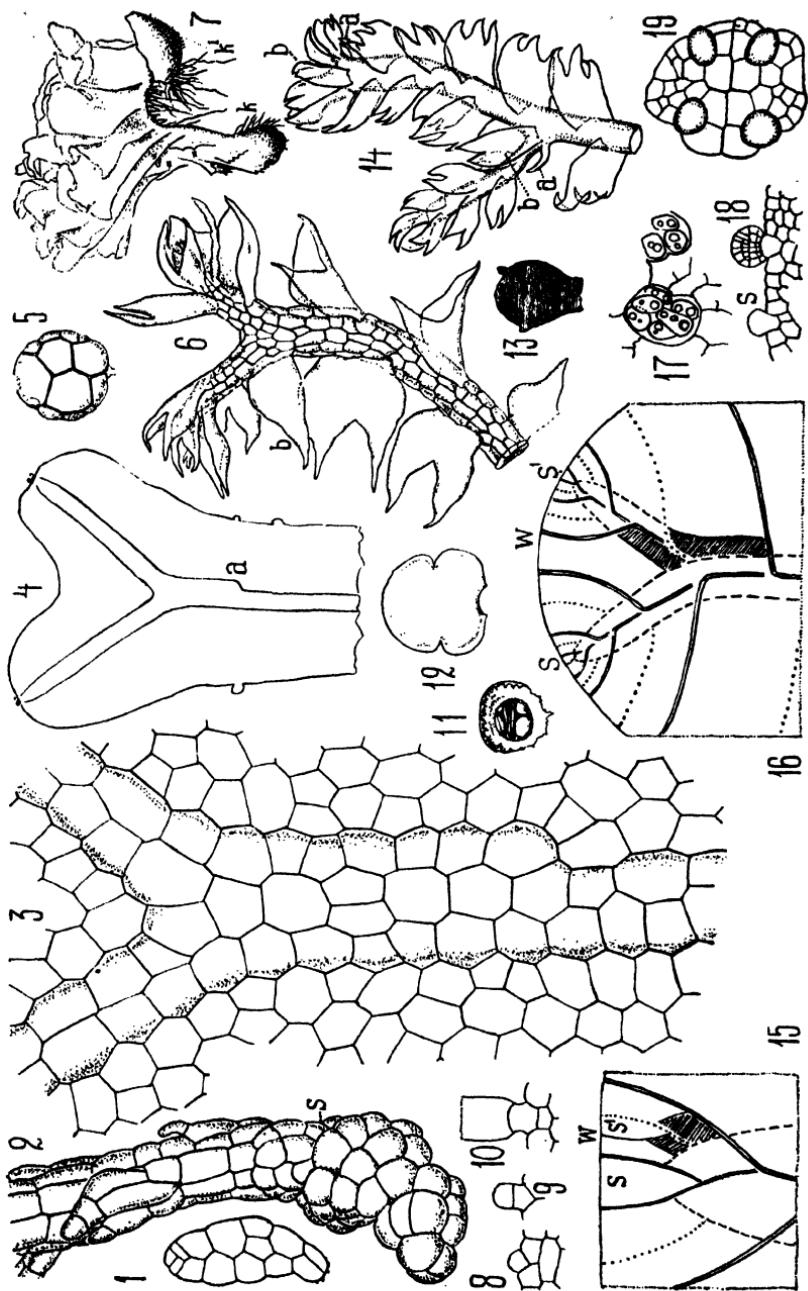


FIG. I.

sen die Oberflächenschicht der Mutterachse. Der Typus der endogenen Anlage kommt am häufigsten unter den ruhenden Knospen und den ventralen Zweigen vor, die oft „Wurzelsprosse“, Flagellen oder Gametangienträger sind. Beim terminalen Anlagetypus, der unter den Seitenzweigen am häufigsten anzutreffen ist, wird der Zweig in einer Oberflächenzelle des Vegetationspunktes, oft in einem dicht bei der Scheitelzelle gelegenen Segment angelegt (I : 15 s¹). Im letzteren Falle sind also die neue und die alte Scheitelzelle fast in gleichem Masse terminal; die Achsen werden daher meist gleich kräftig und verdrängen einander gleich stark seitwärts. Es entsteht auf diese Weise die bei den Lebermoosen so häufig vorkommende Gabelstellung (I : 4, 6; II 7, 8). Die Verzweigung ist trotzdem in diesem Falle ihrer Anlage nach fiedrig; hier wird ja, wie wir sahen, unzweifelhaft eine Nebenachse seitlich von der Hauptachsenscheitelzelle angelegt. Die beiden Achsen können später allerdings nicht durch ihre Stellung, aber oft durch andere Merkmale unterschieden werden; bei *Metzgeria* z.B. ist der Anschluss der Zweigrippe an die Rippe der Mutterachse leicht zu erkennen (I : 3, 4, 15, 16) und bei den meisten akrogynen Jungermanien wird durch die Anlage des Zweiges die Ausbildung einer Blatthälfte verhindert (I : 6, 14)¹). — Bei breiten thallösen Vegetationskörpern entsteht als Folge davon, dass die Scheitelzelle in einer Mulde liegt, zwischen zwei jungen „Gabelästen“ ein „Mittellappen“. — Wenn kurz nach der Anlage eines Zweiges auf der gegenüber liegenden Seite ein zweiter Zweig entsteht, behält die Hauptachse ihre, im Verhältnis zu den Seitenachsen, mittlere Stellung bei, und es erfolgt eine ausgeprägt fiedrige Verzweigung (II : 2). Ob die scheinbar gabelige oder die ausgeprägt fiedrige Verzweigung entsteht, kann also lediglich davon abhängen, wie dicht nach einander die Zweige angelegt werden²). Natürlich braucht aber bei entfernter Verzweigung nicht

¹⁾ Zu untersuchen wäre noch, ob nicht auch bei den *Marchantiales* und *Anthocerotales* solche Zweigerkennungsmerkmale zu finden sind. Durch sie könnte die noch unentschiedene Frage beantwortet werden, ob hier echte Dichotomie, bei der die Scheitelzelle selbst sich in zwei gleichwertige Tochterscheitelzellen teilt, oder, wie oben, scheinbare Dichotomie vorliegt. Die Untersuchung des Scheitels selbst bietet nämlich erhebliche Schwierigkeiten, weil die keilförmige oder prismatische Scheitelzelle von ihren gleich geformten Segmenten schwer zu unterscheiden ist.

²⁾ Es ist also durchaus nicht so selbstverständlich, die „Dichotomie“ der Lebermoose — wie es z.B. ZIMMERMANN (Die Phylogenie der Pflanzen, S. 100 [Jena 1930]) tut — als die primitivere zu betrachten, von der die fiedrige Verzweigung abzuleiten sei. Man vergleiche besonders auch Abschnitt 17.

immer Gabelstellung zu erfolgen; es wird stets fiederförmige Zweigstellung entstehen, wenn der Seitenzweig viel schwächer ist als die Hauptachse (I : 14), oder wenn er zwar im Vegetationspunkte selbst, aber in so grossem Abstande von der Mutterachsenscheitelzelle angelegt wird, dass die Wachstumsrichtung der Mutterachse nicht wesentlich beeinflusst wird. Aus denselben Gründen ist die seltene, durch endogene Äste entstandene seitliche Verzweigung stets fiedrig.

Brutorgane, die aus Teilen des Vegetationskörpers bestehen, sind vor allem die Brutäste. Es sind dies an ihrer Basis leicht abbrechende und dann auskeimende, kurze, mit Nährstoffen erfüllte Zweige, die bei einigen Lejeuneaceen sogar mit Haftorganen versehen sein können. Auch einzelne, meist nahrungsreiche Zellen des Vegetationskörpers können sich loslösen und auf diese Art zu Brutzellen werden, die unter günstigen Bedingungen keimen. Schon das Protonema kann, bei *Chiloscyphus polyanthus*¹⁾, in Brutzellen zerfallen. Die Abtrennung erfolgt hier wahrscheinlich durch Mittellamellenspaltung. Bei den bisher bekannten Brutzellen der Folgeform verschleimt aber eine Membranschicht, die zwischen der Mittellamelle und der ans Plasma grenzenden Wandschicht gelegen ist, und die Brutzellen werden bei der schliesslichen Sprengung der Kutikula und Mittellamellen durch den stark quellenden Schleim hinausbefördert. Bei *Riccardia* (= *Aneura*) finden sich Brutzellen nur in der äussersten Zellschicht. Bei *Haplozia caespiticia* werden die sämtlichen Zellen eines kopfförmig angeschwollenen Vegetationskörperendes (I : 13) zu Brutzellen (I : 17). Die *Metzgeria*-Brutzellen keimen, bevor sie sich loslösen, zu mehrzelligen Scheiben aus. Unter den Brutkörpern gibt es mehrere, die weiter nichts als Vegetationskörperkeime, d.h. Protonemen sind, die allerdings oft spezielle Organe besitzen, aber doch im Wesentlichen mit dem sporenbürtigen Protonema der betreffenden Arten übereinstimmen. Sie entstehen aus je einer Initialzelle (I : 18 rechts) und lassen bei ihrer Abtrennung wenigstens eine Zelle an der Mutterpflanze zurück (I : 18 s), die ihrerseits zur Brutkörperinitiale werden kann. Hauptsächlich hierdurch unterscheiden sich die Brutkörper von den an der Mutterpflanze ausgekeimten Brutzellen bei *Metzgeria*, die

¹⁾ G. CHALAUD, Germination des spores et formation du gametophyte chez *Lophocolea cuspidata* et *Chiloscyphus polyanthus* (Annales Bryologici IV, 1931, S. 75).

ja bei der Abtrennung eine Lücke hinterlassen. Bei mehreren Radula- und Lejeuneaarten finden sich die Brutkörperinitialen unter den Protone- oder den Blattzellen und sind von den Nachbarzellen äusserlich meist nicht verschieden. Die Brutkörper selbst sind einschichtige Scheiben (I : 18), die bisweilen eine beträchtliche Grösse erreichen und mit Haftorganen versehen sein können (I : 19). Bei Marchantia, Lunularia, Blasia und Cavicularia entwickeln sich die Brutkörper aus kleinen, papillenartigen Gebilden (I : 8), die am Boden besonderer Behälter (I : 11) auf der Dorsalseite des Thallus unaufhörlich entstehen. GOEBEL¹⁾ vermutet in den Papillen verwandelte Schleimpapillen ohne Schleimabsonderung. Mir scheinen sie eher einfach Keimschläuche zu sein, die an ihrem Ende eine Keimscheibe, d.h. einen Brutkörper entwickeln (I : 9, 10). Sie entstehen auch auf andere Art (I : 8, 9) als die Schleimpapillen (III : 1). Die „Keimschläuche“ treibenden Zellen der Behälter wären demnach Brutkörperinitialen. Die Brutkörper (I : 12) sind linsenförmige, mehrschichtige Gebilde, die sich eigentlich nur durch ihre Profilstellung und die zwei Vegetationspunkte, rechts und links am Rande, von der sporenbürtigen Protonemascheibe unterscheiden. Die Zellen der Brutkörper von Blasia und Cavicularia gehen meist alle ins Dauerstadium über. Einige von ihnen entsprechen aber ihrer Lage nach den Vegetationspunkten der Marchantiabrutkörper (I : 5), und keimen später aus. Bei Blasia kommt noch eine zweite Art von Brutköpern vor, die ein schuppenartiges Anhängsel tragen. Sie entstehen nicht in Behältern, sondern frei am Rücken und erzeugen fast sofort eine Pflanze in der Folgeform.

K n ö l l c h e n b i l d u n g a m V e g e t a t i o n s k ö r p e r e n-d-e ist bei gewissen „xerophilen“, meist thallösen Lebermoosen, aber auch bei einigen Fossombroniaarten (I : 7k, k¹) und einer Lem-bidiumart beobachtet worden. Die Knolle entsteht erst, nachdem sich der Trieb in das Substrat eingebohrt hat. Die Bedeutung der stets nahrungsreichen Knöllchen liegt in der raschen Keimung und Entwicklung der an ihnen entstehenden Triebe während der vielleicht nur wenige Wochen dauernden feuchten Periode.

§ 4. Der thallusartige Vegetationskörper hat nicht nur im Protone-mastadium, sondern auch später den Hauptanteil an der Ernährungs-

¹⁾ K. GOEBEL, Organographie der Pflanzen, zweiter Teil, S. 801 (dritte Aufl. 1930).

tätigkeit und ist dementsprechend blattartig abgeflacht (I : 4; II : 7, 8) und, wenigstens in der dem Lichte zugekehrten Seite, chlorophyllreich. Er ist in der Mittellinie rippenartig verdickt und trägt rechts und links dünnerne Flügel. (Über die Abweichungen bei *Riella* s. S. 56.) Seine Scheitelzelle ist zweischneidig (I : 15), bei den dickeren Formen vierschneidig, d.h. die Scheitelzelle erzeugt nicht nur zwei seitliche, sondern auch eine dorsale und eine ventrale Segmentreihe. Die äussere Gliederung und Anatomie des Vegetationskörpers ist bei den verschiedenen Hauptgruppen thallöser Lebermoose verschieden.

Die meisten thallösen Jungermanien vertragen, wie fast alle übrigen Jungermanien, Eintrocknung bis zur völligen Lufttrockenheit, wodurch es ihnen möglich ist periodisch austrocknende Unterlagen, wie etwa Baumrinden und Felswände, zu besiedeln. Sie sind aber trotzdem Hygrophyten — Entwicklung und Wachstum kann bei ihnen nur in nasserem Zustande oder auf nasser Unterlage stattfinden —, was sich deutlich im Bau des Vegetationskörpers kundgibt: grosse freie Oberfläche, Fehlen von Verdunstungswiderständen, Fehlen oder schwache Entwicklung der inneren wasserleitenden Organe, da Wasser mit der ganzen Oberfläche aufgenommen wird. Eine losgelöste Pflanze trocknet an trockener Luft sehr rasch ein.

Dass die äussere Gliederung des Vegetationskörpers bei den thallösen Jungermanien gegenüber der anatomischen viel stärker hervortritt ist aus dem oben Gesagten zu erwarten. Sie hat hier in der Tat eine Mannigfaltigkeit und Vollkommenheit erreicht, wie sie bei keiner anderen Gruppe thallöser Lebermoose vorkommt. Neben Formen wie *Metzgeria furcata* (I : 4), wo nur eine Art steriler Zweige auftritt, finden sich solche, bei denen eine Arbeitsteilung zwischen unterirdischen oder auf der Unterlage kriechenden, flügellosen, rhizomartigen, als Haftorgane dienenden Teilen und geflügelten, chlorophyllreichen, in ihrem Wachstum begrenzten Assimilationszweigen eingetreten ist (II : 13). Bei gewissen *Riccardia-* (= *Aneura*) Arten finden sich außerdem noch stammartige, fast zylindrische Teile, die die blattartigen, meist reich verzweigten Teile an das Licht heben (II : 2). Die letzteren sind wohl übrigens die einzigen bei den Lebermoosen vorkommenden Gebilde, die sowohl in ihrer Abstammung als in ihrer Funktion den

FIG. II. — 1 Längsschnitt durch einen Thallus von *Cyathodium cavernarum*; unten das einschichtige Speichergewebe. 2 *Riccardia* (= *Aneura*) sp., *R. prehensilis* nahestehend (Tierra del Fuego, leg. Roivanen 1929); ca 8 ×; blattartige, paarweise an einem „Stamme“ sitzende Zweigsysteme. 3 „Atemöffnung“ von *Sauteria alpina* im Längsschnitt (143 ×). 4, 5 dickwandige, noch junge Faserzellen im Speichergewebe von *Marchantia foliacea* im Querschnitt (4) und im Längsschnitt (5), noch Stärkekörper enthaltend. 6 Stammquerschnitt von *Cephalozia connivens* (200 ×); oben eine Blattinsertion; links und unten die grosszellige „Rinde“ der dorsalen Segmente; v das kleinzelige Ventralsegment nebst zwei Rhizoiden. 7 *Moerckia Blyttii* (5,3 ×); weibliche Pflanze mit zwei Perianthien; an ihrer Basis von Perichaetialschuppen umgeben; in der Mittellinie des Thallus die sterilen „Dorsalschuppen“. 8 *Symbhyogyna Brogniartii* (1/1); verzweigter Thallus in Ventralansicht; die regelmässige Lappung hat an den dem Boden angedrückten, Rhizoiden tragenden Zweigenden allmählich aufgehört, hat aber am rechten Zweigende wieder angefangen. 9 Stammquerschnittstück von *Scapania undulata* (180 ×). 10 Querschnitt des stammartigen Teiles der in 2 abgebildeten *Riccardia* (200 ×); die Oberflächenzellen (oben) mamillös, innerhalb dieser eine mechanische Scheide mit dunkelbraunen, dicken Zellwänden. 11 Stammquerschnitt von *Zoopsis argentea* (90 ×); unten das nur zwei Oberflächenzellen enthaltende Ventralsegment. 12 Untere Atemöffnung von *Preissia quadrata*, von unten gesehen. 13 *Hymenophytum flabellatum* (1/1). 14 Thallusstück von *Fegatella conica* in Dorsalansicht (schwache Vergr.). 15 Sprossquerschnitt von *Schiffneria* sp. (36 ×); v ventrales Segment; die einschichtigen Partien Blätter. 16 Thallusstück von *Preissia quadrata* im Längsschnitt (160 ×): a „Atemöffnung“; g Assimilationsgewebe; e Epidermis; k Kammerwand; s Speichergewebe. 17 Stammquerschnitt von *Scapania apiculata* (180 ×). — 1, 4, 5 und 12 nach GOEBEL. 7 nach JANZEN bei K. MÜLLER. 3 und 16 nach K. MÜLLER. Die übrigen Originale, 9 und 17 jedoch früher veröffentlicht.

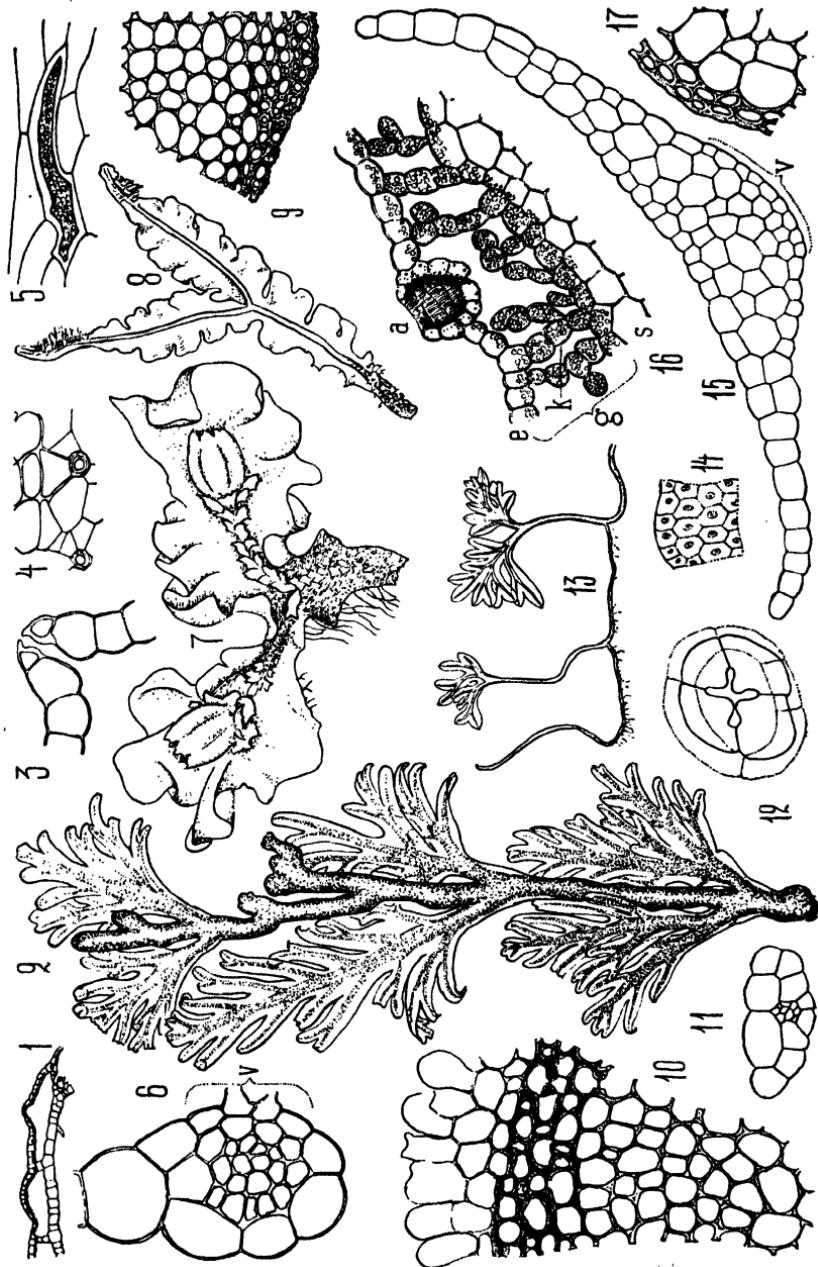


FIG. II.

Gefässpflanzenblättern analog sind. Diese werden ja organphylogenetisch ebenfalls als ehemalige Thalluszweige betrachtet¹⁾. Die Differenzierung in Stamm und Blatt ist jedoch bei den Lebermoosen nicht vollständig durchgeführt worden; die betreffenden Organe können noch in einander verwandelt werden. — Wie Schwämme wirkende Zweigssysteme kommen bei manchen Arten der Regenwälder vor (z.B. *Riccardia crispa* und *Metzgeria saccatula*). Das Kapillarsystem findet sich hier zwischen zahlreichen, locker aneinander schliessenden, oft hohlen Zweigen. Es handelt sich hierbei weniger um die Aufspeicherung des Wassers für künftige Trockenperioden, als um die Anhäufung von Nährsalzen, die dadurch zustande kommt, dass möglichst grosse Mengen der äusserst verdünnten Nährlösung, wie es das Regenwasser ja ist, eingedampft werden.— Regelmässig gelappte²⁾ Flügelränder kommen bei einigen *Sympygyna*-arten (II : 8) und *Blasia pusilla* vor. Einen Vorteil gegenüber der Ganzrandigkeit scheint mir in dieser Lappung ebenso wenig zu liegen, wie in der Lappung der Blätter z.B. mancher Eichenarten gegenüber der Ganzrandigkeit der Blätter anderer Arten. Der einzige „Nutzen“, der vielleicht in Betracht kommen könnte, ist der Schutz des Vegetationspunktes, wenn sich die jungen Flügellappen, wie bei *Blasia*, zusammenneigen.

Die Gametangien entwickelnden Zweige unterscheiden sich bei den thallösen Jungermanien wenig von den sterilen. Stark verkürzte Geschlechtszweige kommen jedoch vor. Schutzeinrichtungen für die Gametangien entstehen derart, dass diese, einzeln oder zu Gruppen vereint, von dem rundherum oder hinter ihnen gelegenen Gewebe

¹⁾ Vgl. z.B. W. ZIMMERMANN, Die Phylogenie der Pflanze, S. 67 (Jena 1930).

²⁾ Nach einer bisweilen hervortretenden Ansicht sind „die Unterschiede zwischen stark gelappten thallösen und einfach beblätterten“ anakrogynen Jungermanien „gleitend und ganz unscharf“ (HERZOG, Anatomie der Lebermoose, S. 68). Schon LEITGER (Untersuch. über die Lebermoose, H. 1, S. 1 und 16) hat jedoch hervorgehoben, dass die Lappen bei *Blasia* schon von Anfang an rechtwinklig gegen die Segmenthauptwände stehen, und dasselbe kann man auch an jedem *Sympygyna*-Thallus ohne weiteres beobachten. Die *Fossombronia*-, *Notocladia*- und *Petalophyllum*-blätter — denn um diese „einfach beblätterten“ Formen kann es sich nur handeln — werden aber den Segmenthauptwänden parallel angelegt (III: 8, 9). Die Grenze zwischen Thalluslappen und Blättern ist also scharf. Dagegen können sich sogar an demselben Flügel alle Übergänge von Lappen zu ganzrandigen Partien finden (II : 8). — Die erwähnten Flügellappen werden seit HOFMEISTER (Vergleichende Untersuchungen u.s.w., S. 25) oft als Blätter bezeichnet. Hierfür liegt m.E. kein triftiger Grund vor, da dieselbe Bezeichnung schon viel früher für andere Gebilde (vgl. S. 63) bei den Lebermoosen benutzt wurde, und keine von beiden sind ja den Blättern der Gefässpflanzen homolog, ja nichteinmal analog.

überwachsen werden und dadurch in Gruben oder Taschen geraten. Zwischen solchen Formen, bei denen der Rand der Vertiefung in derselben Ebene wie die Thallusoberfläche liegt und solchen, wo eine scharf umgrenzte Röhre (Perichätiūm der Archegoniumgruppen) oder Schuppe sich über die Oberfläche erhebt, finden sich mehrere Zwischenformen. Die höchste Entwicklungsstufe haben solche Formen wie *Symphyogyna*, *Pallavicinia* und *Moerckia* (II : 7) erreicht, wo nicht nur ein Perichätiūm, sondern nach der Befruchtung eines Archegoniūms auch eine innerhalb befindliche Hülle, das Perianth, entsteht. Bei denselben Formen sitzen die Antheridien in den Achseln von Schuppen¹⁾, so auch bei *Fossumbronia* und *Noteroclada*, die einen mehr stamm- als thallusartigen Vegetationskörper besitzen. Sehr bemerkenswert ist es, dass bei *Moerckia Blytii* (II : 7) auch die sterilen Zweigteile ganz ähnliche Schuppen tragen. Wir hätten hier also ein Beispiel für die seltene Erscheinung, dass ein Gebilde, das ursprünglich nur im Zusammenhang mit den Gametangien kommt, eine andere Aufgabe erhält und dann auch als selbständiges Organ auftritt. Die fraglichen ziemlich grossen und chlorophyllreichen Schuppen dienen nämlich auch als Assimilationsorgane.

Die anatomische Differenzierung des Vegetationskörpers ist bei den thallosen Jungermannien, wie erwähnt, gering; die Zellen sind bei vielen Arten überall fast gleichartig parenchymatisch (z.B. *Pellia Fabroniana*), und bei den übrigen Arten wird der gleichartige Bau nur durch primitives mechanisches Gewebe (II : 10) unterbrochen, das bei den verschiedenen Arten oft verschieden gelegen ist. Der Unterschied zwischen Dorsal- und Ventralseite tritt im inneren Bau eigentlich nur bei dickeren Formen durch den grösseren Chlorophyllgehalt der dorsalen Zellen hervor.

Der Vegetationskörper der Marchantiaceen und Ricciaceen besitzt, im Vergleich mit demjenigen der thallosen Jungermannien mit Ausnahme einiger abgeleiteter Formen, eher „xerophile“ als „hygrophile“ Eigenschaften, und baut sich auch nach einem ganz anderen Plan auf. Die Arbeitsteilung

¹⁾ Von diesen sagt GOEBEL (Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., S. 846): „Wer die thallosen Lebermoose von den foliosen ableitet, könnte in diesen Schuppen einen sozusagen selbständig gewordenen oberen Blattlappen sehen“. Hierzu sei bemerkt, dass ihr Entstehungsort am Segment ein ganz anderer ist.

ist hier hauptsächlich im Innern, zwischen verschiedenen gebauten Horizontalschichten erfolgt (Schichtenbau), wodurch auch die dorsal- und ventraleitige Oberfläche ein sehr verschiedenes Aussehen erhält. Dagegen existiert hier keine derartige äussere Gliederung, wie sie bei den thallösen Jungermanien vorkommt, d.h. eine Gliederung in vegetative Zweige verschiedener Art.

Die äussere Gestalt des Vegetationskörpers ist bei den sterilen Zweigen der Marchantiaceen und Ricciaceen breit bandförmig oder oft, durch reiche seitliche Verzweigung, rosettenförmig. Bei den Ricciaceen haben die fertilen Zweige fast dasselbe Aussehen wie die sterilen, aber in der Fam. *Marchantiaceae* weichen sie von diesen meist stark ab. Sie bilden bei *Marchantia* kleine, sternförmige, auf einem schmalen, senkrechten Stiel erhabene, horizontale Zweigsysteme, die Antheridien- und Archegonienstände. Die „Strahlen“ der ersten sind Zweigenden, diejenigen der letzteren „Mittellappen“ (vgl. S. 46). Die Stände sind terminal, d.h. sie bilden eine direkte Fortsetzung des sterilen Thallus. Auf der Dorsalseite der Antheridienstände entstehen Gruben, in denen die Antheridien sich zu je einem entwickeln. Um die Archegonien — die ebenfalls auf der Dorsalseite angelegt, aber bald durch die starke Wucherung des hinter ihnen gelegenen Gewebes, nebst den Zweigvegetationspunkten, auf die Ventralseite verschoben werden — bilden sich durch Oberflächenwucherung Einzelhüllen, Perianthien, und Gruppenhüllen, Perichäten. Der Stiel besitzt eine stark entwickelte Ventralseite, in der sich zwei (Rhizoiden enthaltende) Längsrinnen befinden. Aus den oben beschriebenen, hoch entwickelten, terminalen Gametangienträgern bei *Marchantia* sind nach GOEBEL die einfacher gebauten, sitzenden Träger einer *Plagiochasma*, die Gametangiengruppen einer *Exormotheca* und schliesslich die zerstreute Stellung der Gametangien bei den Ricciaceen durch Reduktion entstanden.

Der anatomische Schichtenbau bei den Marchantiaceen und den Ricciaceen ist etwas einzig Dastehendes unter den Moosgametophyten — nur beim Sporophyten der Anthocerotales und der Laubmoose trifft man etwas ähnliches. In der Familie *Marchantiaceae* findet sich auf der Dorsalseite ein Assimilationsgewebe (II : 16g), dessen grosse Luftkammern bei den meisten Gattungen zahlreiche, aufrechte, chlorophyllreiche Fäden enthalten. Die einschichtige Epidermis (II : 16e) wölbt sich über die

Kammern, sodass an den Ansatzstellen der senkrechten Kammerwände (II : 16k) Rinnen entstehen, die das bekannte gefelderte Aussehen (II : 14) der dorsalen Oberfläche verursachen. In der Mitte jedes „Feldes“ findet sich in der Epidermis eine „Atemöffnung“ (II : 14, 3), die durch meist mehrere übereinander gereihte Zellringe an den Gipfel einer Kuppel gehoben ist. Bei *Marchantia*, *Preissia* und *Bucegia* findet sich unter der Kuppel eine in die Luftpammer hineinragende zweite ähnliche Kuppel, so dass ein tonnenförmiges Gebilde (II : 16a) entsteht. An den Gametangienträgern, die übrigens ein ganz ähnlich gebautes Assimilationsgewebe besitzen, finden sich meist Tonnenöffnungen auch An Gattungen, bei denen die Atemöffnungen der sterilen Zweige einfach sind. Die Tonnenform wird deshalb als die ursprünglichere betrachtet. Die freien Lochränder sind überall — wie übrigens die ganze Epidermis — mit einer schwer benetzbarer Kutikula überzogen, sodass Wasser nicht durch die Öffnung eindringen, der Luftwechsel aber unbehindert stattfinden kann. Bei Wasserentzug aus den „Schliesszellen“ tritt bei *Preissia* ein wirklicher Verschluss der inneren Öffnung (II : 12), bei den meisten übrigen Marchantiaceen jedenfalls eine Verengerung der Öffnung ein. Der Feuchtigkeitsgehalt der inneren Atmosphäre wird also wie beim Assimilationsgewebe der Gefäßpflanzen reguliert. Bei den ausgeprägt hygrophilen Gattungen *Dumortiera* und *Monoselenium* ist die Kammerung bis auf hinfällige Reste oder vollständig (bei *Monoselenium*) verschwunden; der Vegetationskörper ist demjenigen einer thallösen Jungermanie ganz ähnlich geworden. In der Familie *Ricciaceae* ist die Kammerung z.B. bei der Untergattung *Ricciella* eine ähnliche wie bei den Marchantiaceen. Bei der Untergattung *Euriccia* sind aber die Kammern zu dachlosen Spalten reduziert. — Unterhalb des Assimilationsgewebes findet sich bei den Marchantiaceen ein zur Speicherung dienendes Grundgewebe (II : 16s), das in der Mittellinie des Vegetationskörpers dicker ist und einen aus schmalen Zellen bestehenden Leitungsgewebestrang enthält. Die Partien beiderseits des Stranges dienen außerdem als „Schwellpolster“, die die Thallusränder bei reichlicher Wasserzufuhr flach ausgebreitet halten und bei Wasserentzug dorsalwärts zusammenkrümmen oder einrollen. Bei der Insertion der Ventralschuppen (vgl. S. 62) findet sich grosslumiges Wassergewebe. Im Grundgewebe eingestreut sind Ölkörper-, Schleim- und, bei *Preissia* und *Marchantia*, grosse dickwandige Faserzellen (II : 4, 5). Bei Schatten und Feuchtigkeit

liebenden Arten ist auch das Speichergewebe, z.B. bei Cyathodium cavernarum (II : 1) auf nur eine Zellschicht, reduziert. Bei den Ricciaceen ist es ebenfalls einfach gebaut.

Der Vegetationskörper der Riellaceen weicht von demjenigen aller übrigen Lebermoose durch einen von der Mittellinie der Dorsalseite aufsteigenden Flügel ab. Bei im Wasser aufrechtwachsenden Pflanzen ist der Flügel meist gewellt, bei auf feuchtem Boden kriechenden steht er in Profilstellung. Der ganze Vegetationskörper besteht aus fast gleichartigen, dünnwandigen Parenchymzellen.

Der Vegetationskörper der Anthocerotaceen hat einen *Pellia*-artigen Habitus; keine Differenzierung in Zweige verschiedener Ausbildung kommt vor. Bei manchen Arten der Regenwälder wird Kapillarwirkung auf ähnliche Weise wie bei den thallosen Jungermanien (vgl. S. 52) erzielt, z.B. durch kapuzenartige Lappen bei *Dendroceros foliatus*. Diese Lappen entstehen wie die Flügellappen bei *Symphyogyna* (vgl. S. 52, Fussnote). Außerdem kommen Lappen vor, die „Mittellappen“ (vgl. S. 46) zwischen zahlreichen, ihr Wachstum bald einstellenden Zweiganlagen sind. Um den Embryo bildet der Vegetationskörper einen Beutel (III : 21), der sich weit über die Oberfläche emporhebt und schliesslich durchbrochen wird. Der anatomische Bau des Vegetationskörpers ist einfach, wie bei den Riellaceen. Eine Eigentümlichkeit bilden die schleimerfüllten, oft von *Nostoc* bewohnten Interzellularräume, die an der ventralen Oberfläche durch Spaltöffnungen (III : 24) münden. Sie werden als ehemalige Lufträume gedeutet. Der aus den Öffnungen hervorquellende Schleim hat dieselbe Aufgabe wie derjenige der hier fehlenden Schleimpilzen (vgl. S. 59).

§ 5. Der stammartige Vegetationskörper übt nach seiner Entstehung am Protonema noch eine Zeit lang den Hauptanteil der Ernährungstätigkeit aus. Die assimilierenden Anhangsorgane, die Blätter, sind zwar meist schon vorhanden, sie sind aber noch klein (I : 2). Normal entstehen jedoch bald kräftigere Blätter, auf die der grösste Teil der Kohlensäureassimilation dann übertragen wird (über die Ausnahmen vgl. S. 57). Die Hauptaufgaben des Stammes sind dann nur: Hebung der Blätter an das Licht, Leitung der Assimilate zu den wachsenden Teilen, Befestigung der Pflanze an die Unterlage. Er hat dementsprechend eine zylindrische oder meist etwas abgeflachte, im Quer-

schnitt elliptische Form, die wenig variiert. Auch wenn eine Arbeitsteilung zwischen wurzel- oder rhizomartigen, in oder auf der Unterlage kriechenden Zweigen und aufrechten Lichtzweigen eingetreten ist (z.B. *Bazzania*, *Plagiochila*), zeigt sich dies weniger in der Beschaffenheit des Stammes als in derjenigen der Blätter. Seiner Form gemäss besitzt der Stamm eine dreischneidige Scheitelzelle (III : 7, 10). Von den drei Segmentreihen liegt eine ventral und ist oft schmäler als die zwei dorsalen (ausser bei den radiär gebauten, orthotropen Calobryaceen). Nur selten ist die Scheitelzelle zweischneidig (III : 8).

Es gibt aber auch Arten, bei denen wenigstens der sterile Stamm die Kohlensäureassimilation als Hauptaufgabe beibehält und demgemäß thallusartig abgeflacht ist. Es ist dies, wenigstens bei den betreffenden akrogynen, aber wahrscheinlich auch bei den anakrogynen Jungermanien, eine sekundär erworbene Eigenschaft. Die meisten Stämme sind ja auf der Dorsalseite chlorophyllhaltig. Bei den anakrogynen Jungermanien (III : 8) findet sich sogar stets ein chlorophyllreicher, blattfreier Dorsalstreifen. Bei *Petalophyllum* (III : 9) ist der Stamm ausserdem thallusartig verbreitert, und die Blätter bleiben klein. Einen ähnlichen Dorsalstreifen trifft man auch bei einigen akrogynen Jungermanien (I : 6; III : 10). Bei *Eucephalozia* (II : 6) ist die Oberflächenschicht der dorsalen Segmente als grosszellige chlorophyllreiche „Rinde“ deutlich abgegrenzt, die bisweilen den grössten Teil der Assimilationstätigkeit der Pflanze beibehalten kann, weil die Blätter unter gewissen Aussenbedingungen klein bleiben¹⁾. Bei der mit besonders grosszelliger „Rinde“ versehenen *Zoopsia* bleiben die Blätter stets klein, und an kräftigen Sprossen ist die Rinde deutlich seitwärts verbreitert (II : 11). Bei *Schiffneria* ist die Verbreiterung des Stammes, namentlich der Blätter tragenden Rindenschicht, an kräftigen, sterilen Sprossen so stark, dass der Stamm einem Thallus sehr ähnlich wird (II : 15). Nicht nur an den Blättern und Perianthien, sondern auch an der deutlich abgegrenzten, kleinzelligen ventralen Segmentreihe (II : 15v. — Originalmitteilung) kann jedoch sehen, dass ein Stamm einer akrogynen Jungermanie vorliegt.

Die Gametangiengewächse entwickeln den Stamm sind von den sterilen meist wenig verschieden. Auffällig sind aber die bei

¹⁾ In der Rindenschicht von *Cephalozia* sieht HERZOG (Anatomie der Lebermoose, S. 67) Wasserspeichergewebe. Das die Hauptaufgabe jedenfalls die Kohlensäureassimilation ist, dürfte aus dem oben Gesagten hervorgehen.

einigen Gattungen (z.B. *Calypogeia*) vorkommenden Marsupien, die sich um das befruchtete Archegonium bilden und den Embryo bis zur Streckung des Sporogonstieles umschließen.

Der anatomische Bau des Stamms ist einfach, was mit der Hygrophytennatur der *Jungermanniales* zusammenhängt; der Spross der beblätterten Jungermanien zeigt nämlich dieselben allgemeinen Hygrophyteneigenschaften wie der Vegetationskörper der thallösen Jungermanien (vgl. S. 49). Dementsprechend fehlen auch im Stamm innere Wasserleitungsorgane. Die oben erwähnte Differenzierung in ein inneres kleinzelliges Gewebe und eine grosszellige Rinde (II : 6, 11) ist ziemlich selten. Meist sind fast alle Stammzellen im Querschnitt gleichartig rundlich parenchymatisch. In anderen Fällen findet sich zu äusserst eine aus dickwandigen kleinlumigen Zellen bestehende mechanische Scheide, die vom „Mark“ scharf abgegrenzt ist (II : 17) oder in dieses allmählich übergeht (II : 9). Selten sind alle Stammzellen dickwandig (z.B. *Lepicolea ochroleuca*).

§ 6. Die Anhangsorgane (vgl. S. 43) des Gametophyten bestehen im einfachsten Falle aus einer einzigen Oberflächenzelle, deren Aussenwand sich ausgestülpt hat. Bleibt der ausgestülppte Teil kurz, pflegt man das so entstandene Gebilde *M a m i l l e* (II : 10) zu nennen; diese kann also als das einfachste Anhangsorgan betrachtet werden. Bei den meisten Anhangsorganen wird der ausgestülppte Teil durch Zellteilungen zu einer Zellreihe oder Zellscheibe. Im letzteren Falle pflegt auch die Tragzelle sich zu teilen, sodass die Scheibe einer mehrzelligen Basis ansitzt. Auch können mehrere an einander grenzende Anhangsorgane gleicher Art durch „kongenitale“ Verwachsung sich zu grösseren Gebilden vereinigen.

Die Anhangsorgane können, obwohl sie sich in ihrer Entstehungsart gleichen, nicht auf ein und dasselbe Grundorgan zurückgeführt werden, aber auf einige wenige „Grundorgane“ lassen sie sich ungezwungen verteilen: die *Schleimpapille*, das *Blatt*, das *Rhizoid* und das *Saughaar*.

§ 7. Die Schleimpapille besteht in ihrer einfachsten Form aus einer einzigen keulenförmigen Zelle (III : 1), die durch eine Querwand an ihrer Basis von der Mutterzelle getrennt ist. Der Schleim entsteht

durch die Verschleimung einer subkutikularen Membranschicht (III : 1 links). Er quillt durch Wasseraufnahme und sprengt schliesslich die Kutikula. Bei den meisten Arten teilt sich die Schleimpapille durch eine Querwand in zwei Zellen, von denen die basale sich weiter teilen und zu einem einfachen oder verzweigten Faden oder einer meist einschichtigen Scheibe entwickeln kann, die oft neue Schleimpapillen erzeugt.

Fast bei jeder Lebermoosart finden sich einfache oder gestielte Schleimpapillen dicht bei der Scheitelzelle des Vegetationskörpers. Sie entstehen an bestimmten Stellen der Segmente, und ihr Schleim hüllt den Vegetationspunkt ein. Die Hauptaufgabe des Schleimes ist wahrscheinlich, die embryonalen Teile vor zu plötzlichem Eintrocknen bzw. Wiederaufweichen und vor mechanischer Beschädigung zu schützen. Bei manchen beblätterten Lebermoosen finden sich Schleimpapillen auch auf anderen Stellen des Stammes, z.B. bei *Lophozia* und *Scapania* in den Blattachsen. Sie haben wohl dort eine ähnliche Aufgabe wie oben. Bei der an nassen Stellen lebenden *Anomoclada mucosa* sitzen zahlreiche Schleimpapillen sowohl am Stamme als an den Blättern, und der in ungeheuren Massen erzeugte Schleim hüllt die ganze Pflanze ein. GOEBEL vermutet in ihm einen Schutz gegen Wasser; gegen welche Einflüsse des Wassers, erwähnt er jedoch nicht. Man wird unwillkürlich an die in niedertriefendem Wasser oder in Oberflächenschichten von Wasseransammlungen lebenden Cyanophyceen denken, deren ausserordentlich zarten Fäden einen vorzüglichen mechanischen Schutz in ihrer gemeinsamen Schleimhülle haben; sie sind von stets still stehendem Wasser umschlossen, das, wegen der grossen Permeabilität des Schleimes oder Gelées, fast genau dieselben Stoffe enthält wie das weiter ausserhalb befindliche bewegliche Wasser. Auch bei *Anomoclada* sind ja alle Zellwände ausserordentlich dünnwandig und würden, ohne die Schleimhülle, vom Regen oder strömenden Wasser wahrscheinlich zerrissen werden. In Brutorgan- und Antheridienbehältern finden sich ebenfalls oft Schleimpapillen; ihr Schleim befördert durch seine Quellung die Brutorgane und Spermatozoiden nach Aussen.

Die flächenförmigen Schleimpapillenstiele dienen in ihrer Jugend stets als Schutz für den Vegetationspunkt, indem sie sich oft über ihn biegen und auf diese Art festere Lamellen in die Schleimhülle einfügen. Im erwachsenen Zustande können sie auch anderen Aufgaben angepasst

FIG. III. — 1 eine erwachsene, schleimabsondernde, und eine junge (rechts) Schleimpapille nebst Tragzelle aus einem Brutkörperbehälter von *Marchantia polymorpha* (200 ×). (Vgl. den Text S. 48.) 2 Mediane Ventralschuppe von *Marchantia polymorpha* (12 ×); oben das „Anhängsel“; an der Innenfläche Zäpfchenrhizoiden. 3—5 Brutbüschelentwicklung bei *Mylia anomala* (150 ×); 4 und 3 Zellenvermehrungsstadium, in 4 oben beginnende „Zellsprossung“; 5 die Zellteilungen haben aufgehört bis auf die letzte Querteilung in jedem zu einem Brutkörnchen sich entwickelnden Gliede. 6 fertiges Keimkörnchen von *Mylia anomala* (150 ×). 7—11 Sprossenden, die Scheitelzelle, das Segment- und das Blattinsertionswachstum zeigend; die Blattinsertionen schraffiert; keine Zellen, ausser der Scheitelzelle, gezeichnet; 7—9 schematisch. 7 *Calobryum*; radiär gebaut, alle drei Segmentreihen gleichwertig. 8 *Fossombronia* in Dorsalansicht; Scheitelzelle zweischneidig, nur zwei Segmentreihen. 9 *Petalophyllum*, wie 8. 10 *Lophocolea bidentata* (135 ×); nach der Entfernung der Blätter mit Chloralhydratlösung behandelt, Dorsalansicht, Scheitelzelle dreischneidig; 1, 2 . . . 13, 14, 16, 17, 19, 20, 22, 23 die Segmente der Dorsalseite (3 . . . 15, 18, 21 die nicht sichtbaren ventralen Segmente); Blattinsertionsstellung unterschlächtig; 11 *Calyptogeia Trichomanis*; Behandlung und Ansicht wie bei 10; 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11, 13, 14 die dorsalen Segmente (3, 6, 9, 12 die nicht sichtbaren Ventralsegmente); Blattinsertionsstellung oberschlächtig. 12 Perianth tragender Spross von *Lophocolea heterophylla* (ca. 8 ×); unter dem Perianth mehrere ♂ Deckblätter. 13 Stammquerschnittstück von *Plagiochila hirta* (200 ×) (Tierra del Fuego, Icg. Roivanen 1929); die Außenfläche mit blattzähnähnlichen Saughaaren bedeckt. 14 Zwei Rhizoidenstücke von *Marchantia polymorpha* (ca. 300 ×); links glattes weites, rechts Zäpfchen enthaltendes Rhizoid. 15 Blattquerschnitt durch ein reichlich Lamellen tragendes Blatt einer *Schistochila*-Art (36 ×, bzw. ca. 110 ×); s sekundäre Lamelle. 16 Stück eines schwachen Sprosses einer anderen, weniger lamellenreichen *Schistochila*-Art (36 ×); das unterste Blatt noch lamellenfrei; s einfaches, scheibenförmiges Saughaar; l frei stehende Lamelle; l' mit einem Blattrandzahn verbundene, „randfortsetzende“ Lamelle. 17 *Riccia Bischoffii*; Sporophytenembryo im Längsschnitt; Das Archespor (= Endothecium) punktiert; unten der einschichtige Vegetationskörper; seitlich und oben das Amphithecum, umgeben von der Kalyptra; zu oberst der Archegonialschlund. 18 Längsschnitt durch den Embryo einer akrogynen Jungermanie; unten der Fuß; oben das Sporangium; dazwischen der Stiel; w Sporangienwand (= Amphithecum); a Archespor. 19 Längsschnitt durch einen *Dendroceros*-Sporophyt; unten der im Gametophyten steckende, schlauchförmige Rhizoiden-Haustorien tragende Fuß; m interkalares Meristem; a Archespor; k Kolumella; w Sporangienwand; s schon freie Sporenmutterzelle. 20 Aufgesprungenes Sporangium nebst Stiel von *Pellia Fabbriana* (= *calycina*); oben der Elaterenträger. 21 oben offenes *Megaceros gracilis*-Sporangium, unten die durchsprengte Hülle und ein Thallusstück; k Kolumella. 22 links Elatere von *Anthoceros punctatus* (150 ×) und rechts von *Frullania tamarisci* (90 ×). 23 Querschnitt durch das Sporangium von *Anthoceros punctatus*; δ Spaltöffnung und unter ihr die „Atemhöhle“; e Epidermis; a Assimilationsgewebe; t Sporentetrade, noch innerhalb der Sporenmutterzellenwand; s Elatere; k Kolumella; w Sporangienwand. 24 Gametophyten-Spaltöffnung auf der Ventralseite am Vegetationspunkt von einem *Anthoceros*. 25 Spaltöffnung vom Sporangium eines *Anthoceros*, in Flächenansicht. — 2, 22 nach K. MÜLLER. 17, 20, 23—25 nach GOEBEL. 18 nach KIENITZ-GERLOFF. 19 nach LEITGB. 21 nach SCHIFFNER. Die übrigen Originale, zum Teil früher veröffentlicht.

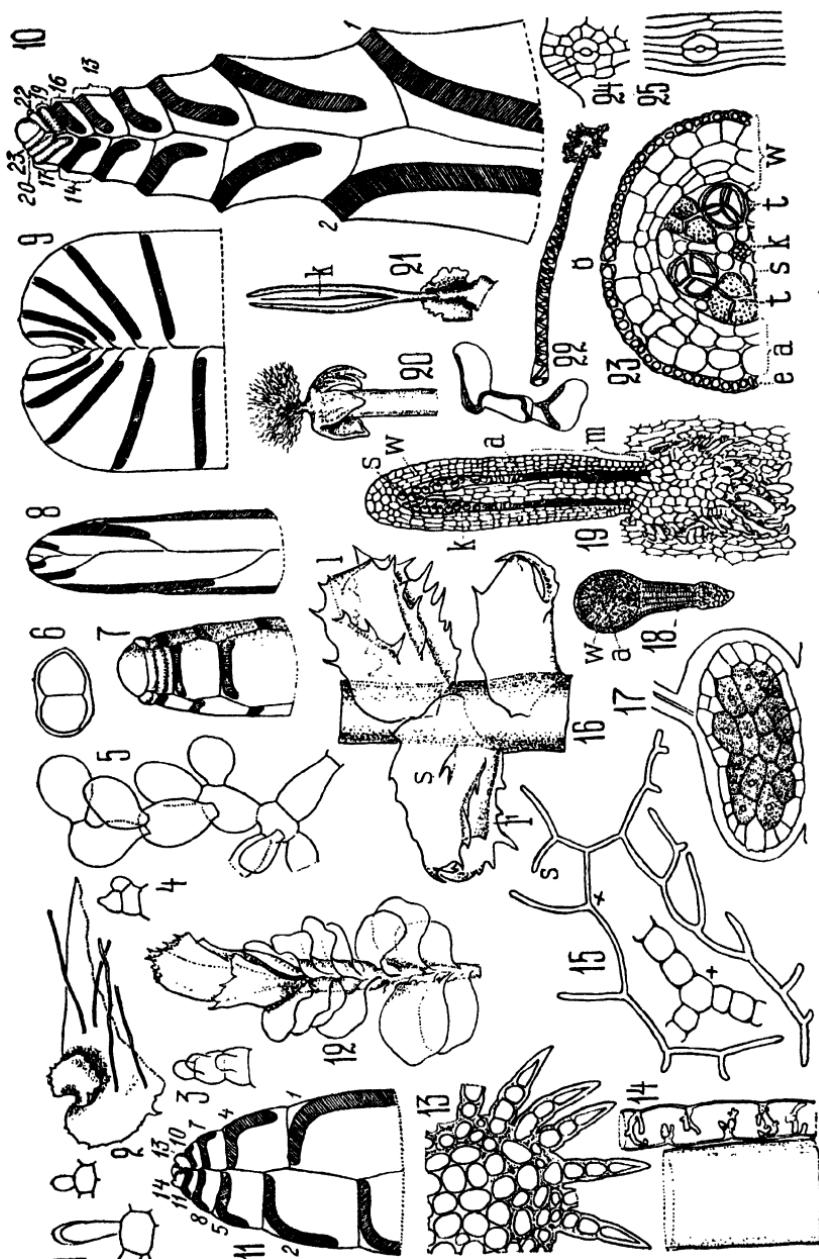


FIG. III.

sein. Die sechs Reihen Ventralschuppen bei *Marchantia* bilden Kanäle, in denen die Zäpfchenrhizoiden (vgl. S. 67) gegen die Mittellinie und rückwärts verlaufen — als Schutz für den Vegetationspunkt dienen in ihrer Jugend übrigens fast nur die Schuppen der zwei mittleren Reihen oder eigentlich nur ein ihnen anhaftendes Spitzenanhängsel (III : 2). Berühmt sind die fast stets von *Nostoc* bewohnten, kuppelartig hohlen Schuppen, die „Blattohren“, auf der Ventralseite des Vegetationskörpers von *Blasia pusilla*, bei der ausserdem einfache Schleimpapillen und flache Ventralschuppen auftreten. Die grossen Ventralschuppen der aufrecht in Wasser wachsenden *Riella*-arten und des auf der Wasseroberfläche schwimmenden *Ricciocarpus natans* sind Assimilationsorgane, bei der letzteren ausserdem Gleichgewichtsorgane. Die Stiele der Blattachselschleimpapillen bei der „xerophilen“ *Stephaniella paraphyllina* haben sogar die ganze Assimilations-tätigkeit übernommen; die Blätter selbst verlieren bald ihr Chlorophyll und bilden eine dichte Hülle um die Pflanze (Schutz gegen zu starkes Licht und Verdunstung). Wasseraufsaugung und sogar -speicherung im Kapillarsystem innerhalb der Blatthülle kommt auch in Betracht. Die oben erwähnten *Riellaschuppen* können auch zu Brutorganen werden und abreissen, nachdem sich ihre Basis zu einer kreisförmigen Keimscheibe entwickelt hat. Die Schleimpapille ist dann meist noch am Oberende der Schuppe vorhanden.

Die z.B. bei den Gattungen *Lophozia* und *Scapania* an embryonalen Blatträndern und -flächen emporwachsenden, aus verzweigten Zellfäden bestehenden Bruttbüschel¹⁾, die in erwachsenem Zustande durch Mittellamellenspaltung in Keimkörpern (III : 6) zerfallen, hatte ich mir früher als umgewandelte Blattzähne oder -haare vor gestellt. Seitdem ich aber in einem Falle, bei *Cephalozia leucantha*, Brutbüschel ausschliesslich in den Blattachseln gefunden habe (Originalmitteilung), bin ich geneigt, sie als verwandelte Schleimpapillen nebst Stielen zu betrachten. Sowohl an den Blättern als in den Blattachsen finden sich ja auch oft Schleimpapillen, die besonders zwischen den Brutbüscheln fast stets zahlreich auftreten. In der Gestalt und Entwicklung — eine eigentümliche, an gewisse Pilzkonidien erinnern-

¹⁾ H. BUCH, Über die Brutorgane der Lebermoose, S. 12 (Diss. 1911). — IN GOEBELS Organographie der Pflanzen, zweiter Teil, dritte Aufl., S. 811 wird zwei Mal im Zusammenhang mit den Brutkörpern der Name BRUCH erwähnt. Es ist dies ein Druckfehler; gemeint ist BUCH.

de Zellenvermehrung (III : 3—5) — hat man jedoch keine Anhaltspunkte für eine solche Deutung. Das Brutbüschel wäre vielleicht am ehesten als ein besonderes „Grundorgan“ für sich aufzufassen.

§ 8. Das Blatt ist ein chlorophyllhaltiges, flächenförmiges, fast stets einschichtiges Anhangsorgan, das den grössten Teil der Assimilationstätigkeit der Pflanze ausübt (ausser bei einigen abgeleiteten Formen), während der Vegetationskörper, an dem es sitzt, stammartig verschmälert ist (über die Ausnahmen s. S. 57). In jugendlichem Zustande schliessen sich die Blätter schützend um den Vegetationspunkt. In der Funktion und Form erinnert also das Blatt an das Gefässpflanzenblatt, hat aber sonst mit diesem nichts tun¹⁾. In den folgenden Gruppen der Ordnung *Jungermanniales* besitzen alle Arten Blätter: 1) die Gattungen *Petalophyllum*, *Fossombronia* und *Noteroclada* (= *Androcryphia*), 2) die Familie *Calobryaceæ* und 3) die Unterordnung *Acrogynæ*. Bei allen entsteht das Blatt am akroskopen Segmentrande (III : 7—10), ist aber sonst, wie auch die meisten übrigen Organe bei den drei Gruppen, sehr verschieden, was auf eine selbständige Entstehung in jeder derselben hindeutet.

Bei *Petalophyllum*, *Fossombronia* und *Noteroclada* sind die Blätter asymmetrisch, stumpf, einspitzig oder unregelmässig hier und da stumpf ausgerandet (I : 7) und stehen in zwei dorsalen Längsreihen. Ihre Insertion (III : 8, 9) steht anfangs der Längsachse des Vegetationskörpers fast parallel, was damit zusammenhängt, dass die Scheitelzellränder und folglich auch die jungen akroskopen Segmentwände dieselbe Stellung haben — bemerkenswerterweise kommt diese Stellung bei allen thallösen Lebermoosen vor (I : 15, 16). Die Insertion findet sich, wenigstens zum grössten Teil, auf der Dorsalseite des Vegetationskörpers, was wiederum mit einer ähnlichen Lage der Scheitelzelle zusammenhängt²⁾. Während aber die Blattinsertionen von *Petalophyllum*

¹⁾ Die Abstammung des Lebermoosblattes ist noch nicht klargelegt. Dass es, wie das Gefässpflanzenblatt, ein verwandelter Vegetationskörperzweig sei, ist jedoch am wenigsten wahrscheinlich. Es ohne weiteres als Fiederzweig zu bezeichnen, wie es ZIMMERMANN (Die Phylogenie der Pflanze, Fig. 34d [1930]) tut, ist also nicht berechtigt.

²⁾ Es ist dies eine Eigentümlichkeit, die dagegen nicht bei den thallösen Formen vorkommt; bei ihnen ist nämlich die Scheitelzelle genau terminal.

lum (III : 9) bald infolge des starken Breitenwachstumes des Vegetationskörpers eine fächerstrahlenartige und schliesslich quere Stellung erreichen¹⁾), behalten diejenigen von *Fossombronia* (III : 8) und *Noteroclada* ihre ursprüngliche, der Stammlängsachse fast parallele Stellung bei, weil das Längenwachstum des Stammes bei diesen Gattungen so sehr das Breitenwachstum überwiegt. Bemerkenswert ist, dass schwache Sprosse von *Petalophyllum*, bei welchen der Vegetationskörper schmal bleibt, *Fossombronia*sprossen sehr ähnlich sind. An solchen *Petalophyllum*sprossen ist auch die morphologische Blattoberseite, wie bei *Fossombronia* und *Noteroclada*, dorsalwärts gekehrt.

Bei den radiär gebauten Calobryaceen sind die Blätter an allen drei Segmentreihen gleich gestaltet: symmetrisch mit einer einzigen abgerundeten Spitze. Sie nehmen die ganze Breite der Segmente ein und tragen Schleimpapillen an den basalen Rändern. Ihre Insertion ist genau quer (III : 7).

Bei den *Acrogynae* tragen ebenfalls alle drei Segmentreihen Blätter. Der Spross ist aber dorsiventral gebaut, sodass die Blätter der ventralen Segmentreihe, die Unterblätter, kleiner sind und sogar ganz verschwunden sein können. Die Blätter der zwei dorsalen Segmentreihen, die Seitenblätter, und meist auch die Unterblätter sind ihrer Anlage nach zweilappig (I : 6); das Muttersegment teilt sich zuerst durch eine Längswand in zwei Aussenzellen, die je einen freien Lappenzipfel entstehen lassen, und die beiden Lappen werden dann auf einer gemeinsamen Fläche emporgehoben²⁾). Vielleicht haben die Vorfahren der *Acrogynae* zwei gesonderte Schuppen am Segment getragen. Bei manchen Formen vermehrt sich die Lappenzahl nachträglich bis auf drei (I : 14) und vier, bei wieder anderen werden die Blätter ungelappt dadurch, dass sich die schon anfangs kleine Ausrandung zwischen den Lappen im Laufe der Blattentwicklung ausfüllt. Die Lappen können

¹⁾ Eine ganz ähnliche Stellung nehmen auch die „Dorsalschuppen“ bei *Treubia* ein. Auch sie sind wahrscheinlich den *Petalophyllum*blättern homolog. Wie aber die „Seitenlappen“ bei *Treubia* zu deuten sind, kann nicht entschieden werden, bevor ihre Entstehung am Segment vollständig klargelegt ist.

²⁾ Bei sehr schwachen Sprossen von *Cephalozia* und *Zoopsis* unterbleibt bisweilen die Längsteilung des Segmentes, und dann entsteht auch ein aus nur einer Zelle oder Zellreihe bestehendes Blatt. Zu irgend welchen Schlüssen betreffs der Abstammung der *Acrogynae* berechtigt dies m.E. nicht.

ihrerseits am Rande gezähnt bis stark verzweigt sein (z.B. *Trichocolea*). Es entstehen auf diese Weise ähnliche schwammartige Gebilde, wie wir sie schon bei Thalluszweigen sahen, und ihre Funktion ist auch dieselbe (vgl. S. 52). Die eigentümlichen Säcke an den Blättern von *Pleurozia*, *Lepidolaena* und *Frullania* erhöhen die Kapillarwirkung.

Die Blattflächenstellung ist bei den *Acrogynæ* in der Endknospe ähnlich wie bei den Calobryaceen, d.h. die Blattflächen sind dem Stämme angedrückt und apikalwärts gerichtet (I : 6, 14). Die Unterblätter behalten meist auch später diese Stellung bei. Die Seitenblätter wachsen aber bei den meisten Arten bald mit der Spitze voraus seitwärts, indem sie so die assimilierende Fläche des Sprosses seitwärts vergrössern. Es kann dabei die morphologische Unterseite der Blattfläche (wie in der Endknospe) nach aussen gerichtet bleiben: overschlächtige Stellung (I : 14), oder es kehrt sich das Blatt, sodass die morphologische Oberseite von oben sichtbar wird: unterschlächtige Stellung (I : 6 die Blätter links unten)¹⁾. Stark rinnigfältige Blätter kommen z.B. bei *Sphenolobus* vor. Wenn, wie oft bei *Schistochila* (III : 15, 16), die Ränder solcher Blätter zusammenneigen, entstehen eine Art Säcke, die in ihrer Funktion mit den oben erwähnten Säcken übereinstimmen. Kielig gefaltete Blätter sind für einige Gattungen charakteristisch.

Oft, aber durchaus nicht immer, hat die Blattinsertion eine der Flächenstellung entsprechende Lage. Sie ist daher nur bei den Unterblättern genau quer. Bei den Seitenblättern ist sie meist schon von Anfang an etwas schräg²⁾ — womit auch die Asymmetrie des Blattumrisses zusammenhängt. Die Blattinsertion wird in diesem Falle später durch das Längenwachstum des Stammes immer mehr in die Stammlängsrichtung ausgezogen. Wenn noch dazu eines ihrer Enden schon von vornherein in dieser Richtung eingestellt ist (III : 10, 11), so kann sie später zum grössten Teil fast parallel zur Längsachse des Stammes stehen. Bei *Radula* entsteht im Laufe der Blattentwicklung eine winklige Insertion.

Verwachsungen zwischen Seiten- und Unterblättern kommen bei gewissen Gattungen vor. An den sterilen Sprossen von *Pteropsiella frondiformis* verwachsen die der Stammlängsachse parallelen Seiten-

¹⁾ Näheres bei H. BUCH, Über die Entstehung der verschiedenen Blattflächenstellungen bei den Lebermoosen (Annales Bryologici, III, S. 29 [1930]).

²⁾ BUCH l.c.

blätter mit einander, sodass der Spross einem Thallus ähnlich wird.

Die Blätter der *Acrogynæ* dienen auch als Schutz der Gametangien; diese sitzen nämlich in den Blattachseln (III : 12). Nach der Archegonienanlage am Stammscheitel hört die Stammscheitelzelle auf, als solche zu funktionieren — aus ihr kann sogar ein Archegonium hervorgehen —, und um die jungen Archegonien herum bildet sich ein Perianth (III : 12) aus den zwei oder drei obersten, aus einer gemeinsamen Basis emporwachsenden Blättern¹⁾.

Der anatomische Bau des Blattes ist einfach, wie ja bei einer einschichtigen Lamelle bei Hygrophyten zu erwarten ist. Bei den beblätterten *Anacrogynæ* besteht das ganze Blatt aus gleichförmigen, dünnwandigen Parenchymzellen. Bei dem Blatte der *Acrogynæ* bildet ein aus gleichartigen, isodiametrischen Zellen bestehendes Kollenchym den Grundtypus. Die Stärke der Eckenverdickungen und vor allem ihre Form gibt gute systematische Merkmale ab. Gegen die Blattbasis verlängern sich die Zellen allmählich. Sehr selten sind alle Blattzellen — wie bei vielen Laubmoosen — langgestreckt. Bei gewissen Arten sind die Blattränder von anders geformten Zellen gesäumt.

Aus Blättern oder Blatteilen bestehende Brutorgane sind vor allem die Brutblätter. Es sind dies bei Berührung an ihrer Basis leicht abbrechende und dann auskeimende ganze Blätter oder Blattlappen. Manche Blätter zerfallen in Brutzellen. Diese keimen hier meist (wie bei *Metzgeria* s. S. 47) schon vor der Abtrennung. Bei *Lophocolea minor* z.B. erzeugt jede Blattrandzelle, nach der Erreichung des erwachsenen Zustandes, ein Protoneuma, wahrscheinlich in Folge einer vorhergehenden physiologischen Isolierung; die mechanische erfolgt erst später. Nachdem die Blattrandzellen abgefallen sind, können sich jedoch die übrigen Blattzellen auch ohne vorhergehende Keimung loslösen²⁾. (Über blattbürtige Brutkörper s. S. 48).

¹⁾ Bei den *Acrogynæ* haben also die Gametangien keine „eigenen“ Schutzhüllen, wenn man von den fast stets vorhandenen, gestielten Schleimpapillen absieht. — Bei *Fossumbronia* und *Noteroclada* sitzen die Einzelhüllen an dem blattfreien, dorsalen Mittelstreifen des Stammes —. Vielleicht sind aber die Blätter der *Acrogynæ* ursprünglich gerade die „eigenen“ Schutzhüllen der Gametangien gewesen, ähnlich wie die Dorsalschuppen der sterilen Zweige von *Moerchia Blyttii* (s. S. 53), die jedoch den Blättern nicht homolog sind.

²⁾ H. BUCH, Über die Brutorgane der Lebermoose, S. 33 (Diss. 1911).

§ 9. Das Rhizoid ist ein einzelliger, nur bei einigen *Schistochila*-Arten mehrzelliger, durch Spitzenwachstum sich verlängernder, fast chlorophyllfreier Schlauch, der von der Ventralseite des Vegetationskörpers oder den Unterblättern, und zwar bemerkenswerterweise stets hinter der Streckungszone des Vegetationskörpers¹⁾ auswächst und in das feuchte Substrat oder, bei einigen Wasserformen, ins Wasser dringt. Wenn die Spitze auf festen Widerstand stösst, kann sie sich zu einer unregelmässig gelappten, dem Gegenstand anhaftenden Scheibe entwickeln. Die Rhizoiden stehen gewöhnlich dicht bei einander an einer und derselben Oberfläche, und ihre Funktion ist eine ähnliche wie die der Wurzelhaare bei den Gefäßpflanzen. Die Wasseraufnahme ist jedoch meist von geringer Bedeutung im Vergleich mit der Aufgabe, die Pflanze an die Unterlage zu befestigen, da ja die meisten Lebermoose Wasser mit ihrer ganzen Oberfläche aufnehmen können. Namentlich bei epiphytischen Formen wird die Befestigung an die Unterlage in den Vordergrund treten; unter den Lejeuneaceen, wo die Rhizoiden kurz sind und an der Unterblattbasis dicht gedrängt stehen, gibt es auf Phanerogamenblättern lebende Arten, deren Rhizoiden durch „kongenitale“ Verwachsung und Verbreiterung der Enden sogar zu Haftscheiben werden. Die Wasseraufnahme durch die Rhizoiden ist eigentlich nur für die Marchantiaceen wichtig, deren Oberfläche ja meist nicht benetzbar ist. Bei dieser Gruppe kommen sogar zwei verschiedene Rhizoidarten vor: weitlumige, glatte, rechtwinklig abstehende Rhizoiden (III : 14 links), die — wie die Wurzelhaare — nur in lebendem Zustande Wasser aufnehmen, und englumige, am Thallus rückwärts verlaufende Zäpfchenrhizoiden (III : 14 rechts), deren eigentliche Funktion erst nach ihrem Tode beginnt; sie saugen, zu dochähnlichen Bündeln vereint, Wasser zwischen sich hoch, leiten aber solches auch in ihrem Inneren. Sie tragen auf der Innenfläche der Wand einfache, zäpfchenförmige oder gabelig verzweigte Verdickungen, deren Schenkel sich als unvollständige Ringe oder Spiralen um die Wand biegen. Ihr Bau erinnert also an denjenigen der Holzgefässe, und die Wandverdickungen haben sicherlich eine ähnliche Funktion wie bei diesen; sie hindern die völlige Zusammenpressung des wasserleitenden Lumens bei starker Gasverdünnung²⁾. Dass die

¹⁾ Es ist dies die einzige Ausnahme von der Regel, dass die Anhangsorgane aus embryonalen Zellen entstehen.

²⁾ Diese Funktion der Rhizoidenwandverdickungen scheint nirgends erwähnt zu sein.

Zäpfchenrhizoiden viel schmäler sind als die glatten, ist auch leicht verständlich; ein schmaler Schlauch kollabiert lange nicht so leicht wie ein weiter mit derselben Wanddicke. Bei den lebenden glatten Rhizoiden ist die erheblichere Weite aber nicht schädlich — da ein eventuell verloren gegangener Turgor, bei erneuter Wasserzufuhr, rasch wieder hergestellt wird — sondern im Gegenteil von Vorteil bei der Wasseraufnahme durch die Wand. — Eine etwas andere Funktion haben die kurzen, stachelförmigen Rhizoiden auf der ganzen Oberfläche, z.B. bei *Metzgeria pubescens*; sie nehmen nicht nur Wasser auf, sondern lassen es auch wieder verdunsten (weshalb, vgl. S. 52).

§ 10. Das Saughaar ist ein meist mehrzelliges, faden- oder scheibenförmiges Gebilde (III : 13, 16s) mit meist scharfer Endzelle. Es kommt sowohl an Vegetationskörpern als an Blättern vor. Die bei vielen Arten anzutreffenden Blattrandzähne sind wohl weiter nichts als Saughaare; sie sind bei Arten, die auch unzweifelhaft, anderswo sitzende Saughaare besitzen, diesen ganz ähnlich (III : 16). Auf der Blattaussenseite mehrerer *Schistochila*-arten können Längsreihen von, mit den Rändern an einander stossenden Haarscheiben durch „kongenitale“ Verwachsung zu langen Lamellen (III : 16 l) werden, die sogar sekundäre Lamellen (III : 15s) tragen können. Nicht nur Blattflächenhaare unter sich, sondern auch Blattrandhaare und Flächenhaare können mit einander verwachsen, sodass der Blattrand sich direkt in eine Lamelle fortsetzt (III:16 l¹). Solcheine mit dem (Unter-) Blattrande vereinte Lamelle ist wahrscheinlich auch der Kielflügel an den Blättern vieler *Scapania*-arten. Die Haarspitzen sind hier allerdings meist nicht sichtbar, aber doch vorhanden (kongenitale Verwachsung bis zur Spitze). Die Saughaare haben dieselbe Aufgabe wie die schwammartigen Zweigsysteme und die fein zerschlitzten Blätter (vgl. S. 52) — die Enden der feinen Blattlappen einer *Trichocolea tomentella* sind übrigens Haare, und es ist meist unmöglich zu entscheiden, wo das Blatt aufhört und wo das Haar anfängt. — Bei *Trichocolea fragillima* zerfallen die Haare (und Blätter?), wahrscheinlich durch Mittellamellenspaltung, in Brutzellen¹).

¹⁾ TH. HERZOG, Hepaticae Philippinenses a Cl. C. J. Baker lectae (Annales Bryologici IV, 1931, S. 84).

§ 11. Das Gametangium entsteht, wie überall im Pflanzenreich, am Vegetationskörper selbst und, wie bei allen Moosen, aus einer einzigen Zelle. Es entwickelt sich, im Gegensatz zum Laubmoosgametangium (ausgenommen das *Sphagnum*-Archegonium), ohne Vermittlung einer Scheitelzelle. Das Mikrogametangium (*Antheridium*) ist ein keulen- bis kugelförmiges Gebilde mit scharf abgesetztem, schmalem Stiel. Es besteht, bis auf die einschichtige Wand, aus Spermatozoidmutterzellen und ist von einer Kutikula umgeben. Die reifen Spermatozoiden werden durch das Platzen der prall gespannten Wand plötzlich hinausbefördert. Eine hierfür vorgebildete Stelle ist nur bei den Anthocerotaceen vorhanden, wo die obersten Zellen, ähnlich wie beim Laubmoos-Antheridium, auseinander weichen. Für das Antheridium der Anthocerotaceen eigentümlich ist auch seine Entstehung in anfangs geschlossenen Höhlen. Das Makrogametangium (*Archegonium*) hat, wie bei fast allen Archegoniaten, die Form eines Fläschchens, dessen Seitenwand aus einer einfachen Zellschicht besteht. Auch im Übrigen ist sein Bau in den Hauptzügen der gleiche wie bei allen Archegonien. Im Einzelnen kommen jedoch als Gruppenmerkmale anwendbare Eigentümlichkeiten vor, z.B. die langen, gedrehten Archegonhälse bei *Symphyogyna* und die mit dem Thallusgewebe vollständig verwachsenen Archegonien bei den *Anthocerotales*. Nach der Befruchtung der Eizelle entwickelt sich der Bauchteil des Archegoniums zu einem den jungen Embryo umschliessenden und schützenden Organ, der Kalyptra, die erst vom reifen Sporogon durchbrochen wird, ohne von diesem, wie bei den meisten Laubmoosen, als Haube emporgehoben zu werden.

§ 12. Der Vegetationskörper des Sporophyten entsteht aus der befruchteten Eizelle und ist, wegen der parasitischen Lebensweise des Sporophyten, stark reduziert und von demjenigen des Gametophyten sehr verschieden. Er ist zum grössten Teil als Nahrungsaufnahmegergan für das Sporangium und als Befestigungsorgan, als Fuss (III : 18 und 19 unten), entwickelt; er dringt in den Gametophyten ein und verbreitert sich dort zur Kugel- oder Keulenform und besteht aus isodiametrischen, dünnwandigen Zellen. Bei dem am meisten reduzierten Lebermoossporophyten, demjenigen der Ricciaceen, ist der Vegetationskörper zu einer dünnen, ein- bis zweischichtigen Zellfläche

(III : 17 unten) reduziert, die dem breiten, nahrungsreichen Archegonboden aufliegt und mit der Oberseite direkt an die Sporenmutterzellen des Sporangiums grenzt — solchein Sporophyt besteht fast nur aus einem Sporangium.

§ 13. Die Anhangsorgane des Sporophyten sind bei allen Lebermoosen, ausser bei den primitivsten, den *Anthocerotales*, verschwunden, und bei diesen gibt es nur eine Art, das Rhizoid. Dieses entsteht am Fusse (III : 19 unten) und ähnelt in Bau und Funktion dem Rhizoid des Gametophyten. Die Befestigung und Nahrung bietende Unterlage ist jedoch nicht die tote Erdoberfläche, sondern der lebende Gametophyt.

§ 14. Das Sporangium ist stets orthotrop, zylindrisch bis kugelförmig und entsteht aus dem oberen Teile des embryonalen Vegetationskörpers. Es ist von der allgemeinen Reduktion des Sporophyten selbstverständlich am wenigsten berührt worden und, wie zu erwarten, am allerwenigsten bei den primitiven *Anthocerotales*. Es erreicht bei diesen eine beträchtliche Länge (bei einer Art bis 13 cm) und Lebensdauer; seine Wand (III : 23w) besteht aus einem gut ausgebildeten, mehrschichtigen Assimilationsgewebe (III : 23a) und einer Epidermis (III : 23e), die sogar mit Spaltöffnungen (III : 23ö, 25) versehen ist. Diese sind — wie auch die Rhizoiden — ein Erbteil von Vorfahren, deren Sporophyt nicht nur vollständiger, sondern auch dem Gametophyten ähnlicher war als bei den heute lebenden Arten¹⁾. Die Sporangien der übrigen Lebermoose sind rascher vergänglich und enthalten kein oder nur wenig Chlorophyll. Sie bleiben auch meist bis kurz vor der Sporenaussaat in ihren Hüllen verborgen. Ihre Wand besteht bei den *Jungermanniales* noch aus zwei bis mehreren Zellschichten (III : 18w) mit charakteristischen Zellwandverdickungen, aber bei den Marchantiaceen (im unteren Kapselteile), den Ricciaceen und Sphaerocarpaceen aus nur einer Schicht dünnwandiger Zellen.

An der Basis des Sporangiums findet sich ein interkalares Meristem (III : 19m), aus dem sich bei den *Anthocerotales* allmählich das Sporangium, aber bei den meisten übrigen Lebermoosen ein Stiel (III :

¹⁾ Über die Spaltöffnungen des *Anthoceros*-Gametophyten s. S. 56 und Fig. III : 24.

18) entwickelt. Dieser bleibt, im Gegensatz zum Laubmoos-Sporangienstiel, bis zur Sporangienreife kurz. Bei den *Jungermanniales* streckt er sich dann plötzlich um das Mehrfache seiner Länge und wird zu einem hyalinen, vergänglichen Faden. Bei den *Marchantiaceen* bleibt der Stiel auch später kurz und fehlt bei den *Ricciaceen* ganz (III : 17).

Der die Sporenmutterzellen (III : 23t, 19s) enthaltende Teil, das **A r c h e s p o r**, entsteht bei den *Anthocerotales* (exkl. einiger *Notothylas*-Arten) (III : 19a) aus dem Amphithecum, also dem äusseren der zwei für alle Bryophytensporangien charakteristischen Hauptteile, bei den übrigen Lebermoosen (und auch bei den Laubmoosen, ausser bei *Sphagnum*) aus dem inneren Teile, dem Endothecium (III : 17, 18a), das bei den *Anthocerotales* (exkl. *Notothylas*) vollständig zur **K o l u m e l l a** (III : 19k, 21k, 23k) aufgebraucht wird¹⁾. Diese hat teils eine mechanische, teils eine ernährende Funktion und besteht aus langgestreckten, englumigen (III : 23k) Zellen. Den auch sonst stärker reduzierten *Jungermanniales*- und *Marchantiaceae*-Sporangien fehlt die Kolumella.

Zwischen den Sporenmutterzellen findet sich im Archespor steriles Nährgewebe, aus dem später die **E l a t e r e n** entstehen. Es sind dies einzellige (III : 22 rechts), bei den *Anthocerotales* (III : 22 links) jedoch mehrzellige, mit spiraligen Wandverdickungen ausgestattete Gebilde, die nach der Aufspaltung der Sporangienwand (III : 20 oben) hygroskopische Bewegungen ausführen und so zur Auflockerung der zwischen ihnen befindlichen Sporenmassen beitragen oder die Sporen herausschleudern. Bei jeder Hauptgruppe von Lebermoosen finden sich jedoch Arten, wo keine eigentlichen Elateren entstehen, und bei einigen *Marchantiaceen* und den *Ricciaceen* (III : 17) fehlt auch das sterile Nährgewebe vollständig.

Das Sporangium öffnet sich bei den *Anthocerotales* (III : 21) allmählich von oben nach unten durch nur zwei Längsspalten. Bei den meisten *Jungermanniales* (III : 20) reisst es nach Eintrocknung plötzlich durch vier Längsrisse auf, und die Wandklappen krümmen sich nach unten. Bei gewissen *Fossombroniaceen* zerfällt die Wand in unregelmässige Stücke. Die meisten *Marchantiaceensporangien* spalten sich in mehrere kurze Längsspalten unterhalb eines kleinen, sich

¹⁾ Es ist dies dieselbe mittlere Säule, die bei fast allen Laubmoossporangien vorkommt, aber bei ihnen nur aus dem mittleren Teile des Endotheciums gebildet wird.

72 H. BUCH, MORPHOLOGIE UND ANATOMIE DER HEPATICAЕ

zuerst loslösenden, mehrschichtigen Deckelstückes. Das *Riella*-Sporangium wird durch quellenden Schleim gesprengt. Bei den Ricciaceen und Sphaerocarpaceen werden die Sporen durch Verwesung der vergänglichen Sporangienwand und der Kalyptra frei.

CHAPTER III

EXPERIMENTELLE MORPHOLOGIE

von
H. BUCH (Helsingfors)

§ 1. Aufgaben. Geschichte und wichtigste Literatur. Die experimentelle Morphologie¹⁾ erforscht, wenn sie als Wissenschaft für sich auftritt, die äusseren und inneren Bedingungen für das Auftreten und die Entwicklungsart der Organe bei der Ontogenese, dagegen wenn sie sich in den Dienst anderer Wissenschaften stellt, richtet sie sich selbstverständlich nach den Fragestellungen dieser.

Die Geschichte der pflanzlichen experimentellen Morphologie beginnt schon im 17. Jahrhundert, obgleich ein so benannter Wissenschaftszweig selbstverständlich damals noch nicht abgegrenzt war. Die ersten bekannten experimentell-morphologischen Versuche wurden nämlich schon von MALPIGHI um 1676²⁾ ausgeführt. Der erste, der meines Wissens mit Moosen experimentierte, war MIRBEL 1835³⁾ und zwar sofort in bemerkenswert exakter Weise. Er zeigte, dass die Dorsiventralität der *Marchantia*-Brutkörper vom Lichte induziert und schon nach 24-stüniger Beleuchtung stabil wird. Von PFEFFER⁴⁾

¹⁾ Diese Wissenschaft ist auch Entwicklungsphysiologie genannt worden. Ihre Aufgaben fallen aber auch zum grossen Teil mit den Aufgaben der von ROUX (Einleitung zum Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen [1894. I, 1]) gegründeten und von Zoologen weitergepflegten Entwicklungsmechanik der Organismen zusammen. In der Botanik ist ein beschränktes Forschungsgebiet „entwicklungsmechanische Pflanzenanatomie“ von HABERLANDT (Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1896) genannt worden.

²⁾ MALPIGHI, M., De seminum vegetazione. (in Opera omnia p. 109. Nach GOEBEL, Einl. in die exper. Morphol. der Pflanzen).

³⁾ MIRBEL, M., Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia* polymorpha etc. (Mémoires de l'Académie royale de sciences de l'Institut de France, 1835. 13, S. 17 [353] — 19 [355]).

⁴⁾ PFEFFER, W., Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. (Arbeiten des botan. Instit. in Würzburg, 1871. 1 S. 77).

wurden 1871 einige äussere, die Entstehung eines Organes (des Rhizoids) hervorrufende Faktoren an den klassischen, auch noch in neuester Zeit beliebten Studienobjekten, den Marchantiaceen, festgestellt. LEITGEB¹⁾ zeigte 1876, dass das Protonemafadenstadium von *Preissia* eines gewissen Lichtminimums bedarf, um das Flächen- und Folgeformstadium hervorbringen zu können — übrigens hatte schon SCHIMPER²⁾ erwähnt, dass Stammknospenbildung am Laubmoosprotoneuma unter ungünstigen Bedingungen ausbleibt. Ebenfalls 1876 beobachtete HANSEL³⁾, dass das Protonemaflächenstadium von *Preissia* wieder zum Fadenstadium umkehren kann. Inzwischen waren auch Experimente über den Einfluss des Lichtes und der feuchten Luft auf die Entwicklungsart der Folgeform bei Moosen gemacht worden (z. B. SADEBECK⁴⁾). Der Begriff Polarität wurde von VÖCHTING 1878 in die Botanik eingeführt und 1885⁵⁾ an einem Moose weiter entwickelt. In der letzten Arbeit wird auch fast endgültig bewiesen, dass „in jeder Zelle potentiell der ganze Organismus enthalten ist“. Zu der Polaritätsfrage sind später mehrere Arbeiten erschienen. Die oben erwähnten und ähnlichen Arbeiten bahnten bald den Weg zu der von GOEBEL 1886⁶⁾ ausgesprochenen Ansicht, dass die Entstehung jedes Organes im Laufe der Ontogenese von „verschiedenen inneren Bedingungen, die ihrerseits von den Aussenverhältnissen beeinflusst werden, abhängig“ ist, und dass folglich die „normale“ Reihenfolge der Organe umgeändert werden kann. Ebenfalls von GOEBEL⁷⁾ stammt der Begriff Korrelation, d. h. die auf innerem Wege erfolgende gegenseitige Beeinflussung der Organe.

¹⁾ LEITGEB, H., Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. (Sitzungsb. der k. Akad. der Wissenschaft, 1876. 73, 1. Abt.).

²⁾ SCHIMPER, W. Ph., Icones morphologicae atque organographicae etc. Stuttgariae 1860, p. 6.

³⁾ HANSEL, V., Über die Keimung der *Preissia commutata* N. ab E. (Sitzungsb. der k. Akad. der Wissenschaft, 1876. 73, 1. Abt., S. 7).

⁴⁾ SADEBECK, R., Über Marchantiaceen. (Verh. des botan. Vereins der Prov. Brandenburg, 1873, p. 8).

⁵⁾ VÖCHTING, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878. — Derselbe, Über die Regeneration der Marchantieen. (Pringsheims Jahrb. für wissenschaftliche Botanik, 1885. 16, S. 367).

⁶⁾ GOEBEL, K., in Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, 1886. 4, S. 188. Zitiert nach GOEBEL, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, S. 7. Leipzig und Berlin 1908.

⁷⁾ GOEBEL, K., Beiträge zur Morphologie und Biologie des Blattes. (Botanische Zeitung, 1880. 38).

Im Laufe der folgenden Jahrzehnte erschienen zahlreiche Arbeiten — mehrere von ihnen auch über Moose —, durch die die obigen Sätze an immer neuen Beispielen erläutert wurden und durch die eine gute Kenntnis über den Einfluss der *A u s s e n f a k t o r e n* gewonnen wurde; BONNIER und seine Schule beschäftigte sich hauptsächlich mit der Entwicklungsart der Organe, während GOEBEL und KLEBS und ihre Schüler meist die Entstehungsbedingungen der Organe studierten¹⁾. Die experimentelle Morphologie wurde somit zu einem besonderen Wissenschaftszweige.

Experimente, die sicheren Aufschluss über die *i n n e r e n* Bedingungen der Organentstehung und -entwicklung geben konnten, wurden bis 1911 nicht ausgeführt, aber an Ansichten über dieselben hat es nicht gefehlt. Schon MALPIGHI ahnte, dass es sich hier um stoffliche Wirkungen handelt. SACHS²⁾ sprach 1882 von „Blüten bildenden Stoffen“ und BEIJERINCK 1886³⁾ von „Wuchsenzymen“, die sowohl den heutigen Wuchshormonen als Wuchsstoffen entsprechen. KLEBS⁴⁾ glaubte den Schluss ziehen zu können, dass die inneren, Organbildung hervorrufenden Veränderungen quantitativer Natur sind und dass z. B. eine höhere Konzentration organischer Assimilate die Blütenbildung bei den höheren Pflanzen befördert. Diese Vorstellungen kommen noch in Arbeiten neuester Zeit vor, u. a. auch in einigen Arbeiten über Moose⁵⁾.

Die Anregungen zu den erfolgreichsten, die inneren Bedingungen der Organbildung und -entwicklung betreffenden Experimente kamen teils von der Hormonenforschung an Tieren und teils von der pflanzlichen Reizphysiologie. Dass es Wundhormone auch bei

¹⁾ BONNIER, G., *Recherches sur l'anatomie expérimentale des végétaux* (Paris 1896); GOEBEL, K., *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen* (Leipzig und Berlin 1908); KLEBS, G., *Willkürliche Entwicklungsänderung bei Pflanzen* (Berlin 1913) sind wohl die wichtigsten experim. morphologischen Arbeiten dieser Periode.

²⁾ SACHS, J., in *Arb. bot. Inst. Würzburg*, 1880/1882; 2. 1887; 3.

³⁾ BEIJERINCK, M. W., in *Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 1886. 25.

⁴⁾ KLEBS, G., Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. (*Flora* 1918, 111—112 (N. F. 11—12), S. 128).

⁵⁾ SCHELLENBERG, G., Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten. (*Beih. Bot. Zentralblatt*, 1922. 37, 1). — PATSCHOVSKY, N., Der Einfluss der Ernährung auf die Formbildung und den Entwicklungsrythmus von *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. (*Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre*, 1928. 46, S. 112).

den Pflanzen gibt, und dass die Korkbildung auf Hormonwirkung beruht, wurde von HABERLANDT 1913 bewiesen¹⁾.

Nachdem das Vorkommen von Wuchsstoffen von BOYSEN-JENSEN 1910 in einer phototropischen Arbeit vermutet und von PAAL 1914 bewiesen worden war, widmete sich die Utrechter pflanzenphysiologische Schule dem näheren Studium dieser Stoffe. Durch die hierbei namentlich von F. W. WENT 1928 ausgebildete Methodik, die die Isolierung eines das Streckungswachstum der Haferkoleoptile stark beeinflussenden Wuchsstoffes ermöglichte, gelang diesem Forscher 1929 auch die Isolierung Organbildung anregender Stoffe, vorläufig jedoch nur „wurzelbildender“ Substanzen²⁾. Diese Untersuchungen machen es wahrscheinlich, dass bei jeglicher Organbildung und meist auch bei den gegenseitigen Beeinflussungen der Organe, den Korrelationen, gewisse spezifisch wirkende Stoffe eine wesentliche Rolle spielen. An Moosen sind noch fast keine ähnlichen Untersuchungen vorgenommen worden, obgleich gerade die Moose wegen ihres einfacheren Baues und ihrer Sporenbildung im Innern nicht infizierter Sporenkapseln noch exaktere Experimente an leicht herzustellenden absoluten Reinkulturen ermöglichen (cf. p. 222 — 223).

Einige Beispiele über experimentell-morphologische Probleme, die uns bei den Moosen entgegentreten, sollen im Folgenden gegeben werden.

§ 2. Die Bedingungen für die Entstehung des Gametophytenvegetationskörpers fallen mit den Keimungsbedingungen zusammen. Diese gehören jedoch zum grössten Teil nicht in diese Darstellung. Nur das bei der Keimung mehrzelliger Moosfragmente³⁾ hinzutretende Problem, wo am Fragment die Keimung stattfindet, soll hier behandelt werden. Die Tatsachenbefunde sind folgende: Wenn

¹⁾ Weitere Angaben und Literatur in KOSTYTSCHEW und WENT, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 2 Bd., S. 282, 283. Berlin 1931.

²⁾ Näheres über Wuchsstoffe und „organbildende“ Stoffe nebst Literatur in KOSTYTSCHEW und WENT, I. c. S. 284—290. Kögl und HAAGEN SMIT, Über die Chemie des Wuchsstoffes (Kon. Akad. Amsterdam. 1931).

³⁾ Die Entstehung neuer Vegetationskörper an verstümmelten Moosen oder Moosfragmenten pflegt man Regeneration zu nennen. Dass dieser aus der Zoologie stammende Name für die obige Erscheinung zum mindesten unnütz ist, habe ich schon einmal hervorgehoben (BUCH, H., Physiologische und experimentell morphologische Studien an beblätterten Lebermoosen I. Övers. av Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar, 1919—1920. 62, Avdel. A. No. 6); wenn z.B. eine Spore oder ein abgefallenes Brutblatt keimt, ist dies genau dieselbe Erscheinung wie die Vegetationskörperbildung aus

ruhende Sprossanlagen oder Protonemainitalen (Nematogone¹⁾) vorhanden sind, wie dies fast bei allen Laubmoosstämmen und -blättern²⁾, bei den meisten Lebermoosstämmen und einigen -blättern (z. B. bei *Lophocolea*³⁾) der Fall ist, wachsen einzelne oder zahlreiche von ihnen aus. Wenn beim Laubmoose *Thamnium alopecurum* an demselben Stammfragment mehrere Sprossanlagen vorhanden sind, wachsen die apikalen aus⁴⁾. Bei Lebermoosfragmenten, die frei von ruhenden Knospen oder Nematogonen sind, gilt als allgemeine Regel, dass Keimung an jungen Teilen an demjenigen Ende stattfindet, das dem ursprünglichen Vegetationspunkt oder der Wachstumszone näher lag, bei Vegetationskörperteilen also am apikalen Ende⁵⁾, bei den Blättern an der Basis⁶⁾, am ausgeprägtesten bei den in embryonalem Zustande abgetrennten Blättern⁷⁾. Mit zunehmender Entfernung vom Vegetationspunkt des Vegetationskörpers wird der Keimungsort immer unregelmässiger⁸⁾, und die keimenden Zellen werden immer zahlreicher. An Laubmoosfragmenten ist Keimung ausserhalb der Sprossanlagen und Nematogone selten und kommt nur an Wundflächen vor. Bei Stammfragmenten von *Thamnium alopecurum* ist das basale, bei Setastücken⁹⁾, z. B. von *Amblystegium serpens* und *Hyphnum cuspidatum*, das apikale Ende bevorzugt.

Die geschilderte Lokalisierung der Keimung hängt deutlich von

einer beliebigen isolierten Mooszelle und an einem beliebigen, künstlich abgetrennten Blatte. In gewissen Fällen, z.B. wenn man den Vegetationspunkt eines Vegetationskörpers entfernt und dann in der Nähe ein neuer entsteht, kann man allerdings, von teleologischem Gesichtspunkt aus, von Regeneration reden. Tatsächlich entsteht aber auch hier ein neuer Vegetationskörper, und zwischen dieser Vegetationskörperbildung und der als Keimung bezeichneten kann keine scharfe Grenze gezogen werden. Bei den Gefäßpflanzen liegt die Sache jedoch komplizierter.

¹⁾ CORRENS, C., Über die Brutkörper der *Georgia pellucida* und der Laubmoose überhaupt. (Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft, 1895. 12, S. 420).

²⁾ CORRENS, C., Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge, S. 402—405, 406—410. Jena 1899.

³⁾ BUCH, H., Physiologische und experimentell morphologische Studien an beblätterten Lebermoosen I. (Övers. av Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar, 1919—1920, Avd. A. No. 6. S. 13).

⁴⁾ CORRENS, l. c. S. 403.

⁵⁾ z.B. VÖCHTING, 1885. S. 369 (der Titel der Arbeit ist S. 74 erwähnt).

⁶⁾ KREH, W., Über die Regeneration der Lebermoose. (Nova Acta Ac. Caes. Leop.-Carol. Germ. Naturae curiosorum, 1909. 90, S. 256 z.B.).

⁷⁾ BUCH, l. c. S. 15.

⁸⁾ VÖCHTING, l. c. S. 374.

⁹⁾ CORRENS, l. c. S. 404, 409, 421—423.

inneren Ursachen ab. Die Keimung an einem bestimmten Pole schrieb VÖCHTING (l. c.) dem polaren Bau, einer der Forschung noch nicht zugänglichen Eigenschaft des Protoplasmas zu, während GOEBEL sie mit der Richtung des Nahrungsstromes in Beziehung stellte, die aber ihrerseits wahrscheinlich mit der Polarität zusammenhängt. Gegen GOEBEL's Auffassung spricht die Keimung der in embryonalem Zustande abgetrennten Blätter, wo ja ein basalwärts gerichteter Nahrungsstrom nicht vorhanden ist, und die an Laubmoosseten apikale, aber am *Thamnium*-stamme basale Keimung, obgleich die Richtung des Nahrungsstromes an beiden dieselbe ist (apikalwärts). Allerdings ist die Keimung an *Thamnium*-Setenfragmenten noch nicht untersucht, aber ein anderes Verhalten als bei den übrigen Laubmoosen ist kaum wahrscheinlich. Vielleicht liegt hier eine Wirkung „sprossbildender“ Substanzen vor. Bei den meisten Laubmoosen und bisweilen auch bei Lebermoosen wird die polare Keimung dadurch verwischt, dass offenbar auch Wundhormone Spross- oder Protонемabildung hervorrufen können¹⁾. Wieder anderen Ursachen ist die Keimungslokalisierung an alten Lebermoosteilen zuzuschreiben; es tritt hier offenbar eine mit zunehmendem Alter immer mehr zunehmende physiologische Zellenisolierung ein, sodass zahlreiche Zellen so auskeimen, als wenn sie wirklich mechanisch isoliert wären. Interessant ist, dass man die physiologische Zellenisolierung bei *Lophozia ventricosa*²⁾ auch an jungen abgetrennten Blättern sogar ohne Plasmolysierung künstlich hervorrufen kann.

§ 3. Die Entstehungsbedingungen der Folgeform des Gametophytenvegetationskörpers wurden schon kurz berührt dass der Protonemafaden von *Preissia quadrata* als solcher lange weiter wächst, wenn die tägliche Lichtmenge unter einer gewissen Grenze gehalten wird, ist wohl kaum allgemeinem Nahrungsmangel zuzuschreiben, sondern beruht in diesen und ähnlichen Fällen wahrscheinlich auf dem Fehlen gewisser Stoffe, die für die Entstehung des nächst „höheren“ Stadiums — hier des Protonema-

¹⁾ Deshalb, weil die Keimung nicht regelmässig polar ist, den polaren Bau ganz in Abrede zu stellen, wies A. BERCOVEC (Über die Regeneration bei den Lebermoosen. Bull. intern. de l'Académie Sc. de Bohême, 1905. 10) tut, hat keine Berechtigung. Vgl. auch z. B. CZAJA, A. TH., Zellphysiologische Untersuchungen an Cladophora glomerata (Protoplasma, 1930. 11, S. 601).

²⁾ BUCH, l. c. S. 29.

flächenstadiums — notwendig sind¹⁾). Das Verhältnis zwischen Protoneema und Folgeform ist auch ein ähnliches; in schwachem Licht kann das Protonema einiger Lebermoose eine Zeit lang und dasjenige der Laubmoose (z. B. *Funaria hygrometrica*) jahrelang weiter wachsen²⁾ und auch im Dunkeln (bei organischer Ernährung³⁾) eine lange Zeit leben, ohne Sprosse zu bilden. Eine dankbare Aufgabe wäre es — am besten bei einem Laubmoose — die evtl. vorhandenen „sprossbildenden“ Stoffe durch die WENT'sche Methode (vgl. S. 76) zu isolieren und mit ihrer Hilfe Sprossanlage am Dunkelprotoneema hervorzurufen. Sprossloses Protonema kann übrigens auch bei normaler Beleuchtung erzogen werden, z. B. bei *Phascum cuspidatum* durch niedrige Temperatur⁴⁾ und bei *Sphenolobus Michauxii* (ein beblättertes Lebermoos) durch Kultur auf hochprozentiger Agarlösung⁵⁾. Es gelang auch BUCH (l. c. S. 34), durch die allmähliche Eintrocknung des Agars, an langen beblätterten Sprossen Umkehr zum Protonemastadium hervorzurufen, sogar wenn der Agar Traubenzucker enthielt. Wenn aber dem Agar gewisse organische Stickstoffverbindungen beigegeben waren (Asparagin, NH₃-tartrat, Pepton), konnte die Sprossbildung nicht verhindert werden, und Umkehr zum Protonemastadium trat nicht ein. Nach der hier vertretenen Anschauung können die erwähnten Stoffe kaum direkt „sprossbildend“ wirken, sondern erleichtern wahrscheinlich in irgend einer Weise die Synthese der eigentlichen Sprossbildung anregenden Stoffe.

§ 4. Die Entstehungsbedingungen der Anhangs- und Geschlechtsorgane des Gametophyten

sind in manchen Fällen denjenigen der Vegetationskörperfolgeform gewiss sehr ähnlich aber sicher nicht mit denselben identisch; auch nicht bei solchen Anhangsorganen — wie z. B. den Schleimpapillen der Lebermoose und den Blättern

¹⁾ Zu untersuchen wäre, ob auch bei solchen Laubmoosen wie *Geigeria pellucida* das Verhältnis zwischen fadenförmigem und flächenförmigem Chloronema (CORRENS) ähnlich ist.

²⁾ KLEBS, G., Über den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse (Biol. Zentralbl., 1893. 13, S. 646).

³⁾ GOEBEL, K., Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung (Sitzungsber. der math. physikal. Classe der k. b. Akad. der Wissenschaften, 1896. 26, S. 461). — PATSCHOVSKY: S. 120 (Die Arbeit ist S. 75 angegeben).

⁴⁾ SERVETTAZ, C., Recherches expérimentales sur la développement et la nutrition des mousses en milieux stérilisés. (Ann. Sc. nat., 1913. 9, Ser. Bot. 13, S. 159).

⁵⁾ BUCH, l. c. S. 32, 34.

der Laubmose und mancher Lebermose —, die in der freien Natur stets an der Folgeform zu finden sind. BUCH¹⁾ hat nämlich vollkommen anhangsorganlose Lebermoosstämmchen in einigen Kulturen beobachtet. Solche äussere Bedingungen herzustellen, bei denen solche Stämmchen nicht nur entstehen, sondern sich auch längere Zeit erhalten, dürfte schwierig sein; das erschwert auch das Studium der Anhangsorganbildung. Relativ leichter ist es die Entstehungsbedingungen periodisch auftretender Organe, wie gewisser Brutorgane und der Geschlechtsorgane darzustellen. So gelang es z. B. BUCH²⁾ bei *Sphenolobus Michauxii*, die in der freien Natur nur sehr selten Brutorgane bildet, in absoluten Reinkulturen auf verschiedenen nahrungsreichen Nährböden, beständige Keimkörnerbildung hervorzurufen. LILIENSTERN³⁾ erzielte Ähnliches bei *Marchantia polymorpha* in mineralreicher Nährlösung und starkem Licht und MAHEU⁴⁾ auf Thymol-haltigem Substrat bei *Barbula subulata* und *B. vinealis*, die in der freien Natur keine Brutorgane entwickelt. Auf ganz schwacher Nährlösung erhielten aber WANN⁵⁾, in starker elektrischer Beleuchtung, und LILIENSTERN (l. c.) im Sonnenlicht Gametangienbildung bei *Marchantia polymorpha*. Aus den eingehenden Untersuchungen PATSCHOVSKY's⁶⁾ geht hervor, dass eine hohe Konzentration mineralischer Salze, ganz besonders gewisser N-haltiger Stoffe (z. B. NH_4NO_3) die Bildung der Gametangien bei *Funaria hygrometrica* verzögert und bei den höchsten noch Wachstum erlaubenden Konzentrationsstufen vollständig hemmt. Er fand weiter, dass eine mit abnehmendem Mineralsalzgehalt der Nährlösung zunehmende Stärkemenge in den Blattzellen vorhanden war (l. c. S. 178), setzte aber dabei als selbstverständlich voraus, dass auch die Konzentration, d. h. die in Lösung befindliche Menge organischer Assimilate — wie KLEBS' Theorie verlangt (vgl. S. 75) — in derselben Weise abgestuft war, was m. E.

¹⁾ l. c., S. 45, Taf. II, Fig. 6 und 9.

²⁾ l. c., S. 43, Taf. I, Fig. 6, 9, 10 k.

³⁾ LILIENSTERN, MARIE, Physiologisch-morphologische Studien über *Marchantia polymorpha* L. in Reinkultur. (Ber. der deutschen bot. Gesellschaft, 1927. 45, S. 449).

⁴⁾ MAHEU, J., Production expérimentale des propagules dans le genre *Barbula*. (Bull. Soc. bot. France, 1908. 55).

⁵⁾ WANN, F. B., Some of the factors involved in the sexual reproduction of *Marchantia polymorpha*. (Amer. journ. of bot., 1925. 12). Über die organogenen Wirkungen verschiedenfarbiger Lichtstrahlen s. die S. 83 angegebene Arbeit FÖRSTER's

⁶⁾ S. 147 und 168. (Die Arbeit ist S. 75 erwähnt).

nicht der Fall gewesen zu sein braucht. Es wäre vielleicht nicht aussichtslos, bei *Marchantia* und *Funaria* nach speziellen, in der Pflanze unter dafür günstigen Aussenbedingungen entstehenden „organbildenden“ Stoffen mit der Methode WENT's (vgl. S. 76) zu suchen. Für diesen Zweck weniger günstige Objekte sind aber voraussichtlich die Jungermanien, weil sie in der freien Natur höchst wahrscheinlich heterotroph leben; auf ihrer Oberfläche finden sich freien Stickstoff assimilierende Mikroorganismen, die wahrscheinlich ihrem Wirte organische Stickstoffverbindungen liefern¹⁾ — hieraus erklärt sich auch die ausserordentlich günstige ernährungsphysiologische Wirkung gewisser organischer Stickstoffverbindungen (Asparagin und NH₄-tartrat, aber nicht Pepton) im Vergleich mit anorganischem Nitrat- und NH₄-Stickstoff²⁾.

Eine Sonderstellung unter den Anhangsorganen nehmen die Rhizoiden ein. Während die übrigen Anhangsorgane und die Rhizoideninitialen (bei den Laubmoosen mit den Nematogenen identisch) im embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes angelegt werden, entstehen die Rhizoiden aus erwachsenen Zellen — eben den erwähnten Initialen, seltener aus anderen Zellen —, und das ist ja auch, wenigstens bei den Laubmoosen, verständlich, da die Rhizoiden bei ihnen eine Art Protonema darstellen und meist in ganz derselben Form auch an Laubmoosfragmenten entstehen. Der Unterschied ist meist nur der, dass die Sprossbildung an den Rhizoiden des intakten Sprosses von diesem korrelativ gehemmt wird. Bei den Lebermoosen ist der Unterschied zwischen Rhizoid und echtem Protonema viel grösser. Trotzdem können bei der Keimung von Lebermoosfragmenten, z. B. abgetrennten *Plagiochila*- und *Lophocolea*-Blättern, Rhizoiden neben echtem Protonema aus beliebigen Zellen entstehen — vielleicht sind auch die Lebermoosrhizoiden eine Art Protonema, das aber, im Gegensatz zu dem Laubmoosrhizoid, gewöhnlich keine Zellteilungen aufweist. Die Entstehung der Rhizoiden am intakten Gametophyten hängt offenbar von ganz andersartigen, der Forschung relativ leichter zugänglichen äusseren und inneren Bedingungen ab als diejenige der übrigen Anhangsorgane. Bei den Marchantiaceen bedarf es nur, wie PFEFFER

¹⁾ BUCH, H., Über Kutikula bewohnende Mikroorganismen der Lebermoose, (Societas tiarum Fennica. Commentationes Biologicae I, 5. 1922).

²⁾ BUCH 1920, S. 41 (die Arbeit ist S. 77 erwähnt).

schon 1871 (vgl. S. 73) und mehrere Forscher nach ihm — in eingehender Weise namentlich GERTZ¹⁾ — gezeigt haben eines Reizes: Feuchtigkeit, Schwerkraft und zahlreiche trophisch wirkende, in Wasser aufgelöste Stoffe. Bei den Laubmoosen ist die Rhizoidenentstehung nur wenig und meist im Zusammenhang mit der Sporeneckemung studiert worden²⁾. Die Beschaffenheit der Nematogon-aussenmembran (dünn und farblos) lässt vermuten, dass diese für eine rasche Wiederaufnahme des Wachstums besonders geeignet ist. Vielleicht ist auch Wuchsstoff in den Rhizoideninitialen ungewöhnlich reichlich vorhanden.

§ 5. Die Bedingungen für die Entwicklungswweise der Organe der Gametophytenfolgeform hatte schon MIRBEL teilweise studiert. Wie wir sahen (vgl. S. 73), hängt es vom Lichte ab, welche Seite des *Marchantia*-Brutkörpers zur Dorsalseite wird. So verhält es sich offenbar mit den meisten dorsiventralen Vegetationskörpern. Bei den weniger ausgeprägt Dorsiventralen ist es gelungen, die Dorsiventralität in sowohl physiologischer als auch morphologischer (*Metzgeria*³⁾, *Anomodon*, *Neckera*, *Plagiothecium*⁴⁾) oder nur in physiologischer (*Aneura*⁵⁾) Hinsicht umzukehren. Bei den am ausgeprägtesten Dorsiventralen wie *Marchantia* wird die Dorsiventralität sofort stabil induziert. So auch wahrscheinlich beim *Lepidozia reptans*-Spross. Trotzdem kehrt er nicht die Dorsalseite gegen das Licht, wenn er auf einem feuchten Substrat in trockner Luft in verkehrter oder seitlicher Lage kultiviert wird, sondern wächst in der ihm einmal gegebenen Lage dem Substrate angeschmiegt weiter⁶⁾. Erst wenn die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt wird, reagiert er auf die einseitige Beleuchtung. Viele andere Lebermoos-Sprosse kehren aber, unabhängig von der Lichtrichtung, in trockner Atmosphäre

¹⁾ GERTZ, O., Zur Physiologie der Rhizoidenbildung bei den Brutkörpern von *Lunularia cruciata* (L.) Dum. (Lunds Universitets Årsskrift, 1926, N. F. 22, Avd. 2).

²⁾ Untersuchungen und Literatur finden sich in der S. 75 erwähnten Arbeit PATSCHOVSKYS.

³⁾ BUCH, H., Über den Photo- und Hydrotropismus der Lebermoospflanze. (Overs. av Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar, 1921. 64, Avd. A, No. 2, S. 15).

⁴⁾ NĚMEC, B., Die Induktion der Dorsiventralität bei einigen Moosen II. (Bull. internat. de Sc. Bohême, 1906. 11, S. 1—7).

⁵⁾ BUCH, l. c. S. 17, 18.

⁶⁾ BUCH, l. c. S. 63, 64.

die Ventraleite gegen das feuchte Substrat. Manche von ihnen (z. B. *Ptilidium ciliare*) verhalten sich in mit Feuchtigkeit gesättigter Atmosphäre dem Lichte gegenüber wie orthotrope Organe (l. c. S. 47). Zu untersuchen wäre, ob die Lage der Ventraleite in diesen Fällen durch den Einfluss der einseitigen Feuchtigkeit oder, was wahrscheinlicher ist, unabhängig von allen äusseren Bedingungen bestimmt wird.

Das Verhältnis zwischen Länge und Breite des Vegetationskörpers ist bei *Marchantia polymorpha* von FÖRSTER¹⁾ eingehend und genau experimentell-morphologisch untersucht worden: es steigt mit zunehmender relativer Luftfeuchtigkeit, Bodenwassermenge und Temperatur und mit abnehmender Konzentration osmotisch wirkender Stoffe im Bodenwasser und abnehmender Lichtmenge. Das Längenwachstum, für sich gemessen, folgt aber einer typischen Optimumkurve, mit der die Kurve des Feucht- und Trockenerntegewichtes ungefähr parallel verläuft, ausser bei gestaffelten osmotisch wirkenden Nährösungen. Das Verhältnis zwischen Internodienlänge und -breite ist wenig untersucht worden. Es ist bei *Scapania* in feuchter Luft ebenfalls grösser als in trockner²⁾. Und aus der Photographie bei DAVY DE VIRVILLE³⁾ eines unter Wasser aufgewachsenen *Aulacomnium palustre* scheint mir ähnliches hervorzugehen. Dass auch schwaches Licht bei einigen *Scapania*-Arten dieselbe Wirkung hat, bei anderen aber wirkungslos ist, hat BUCH (l. c.) gezeigt⁴⁾. Betreffs der Laubmoose wissen wir in dieser Hinsicht nichts Bestimmtes. DAVY DE VIRVILLE (l. c. 1927, 39) hat nämlich nur die Stammlänge gemessen und dabei typische Optimumkurven erhalten, diese besagen aber nichts über das Verhältnis zwischen Internodienlänge und -breite; zudem wechselten die Luftfeuchtigkeitsverhältnisse in seinen Moosrasen je nach der Dichtigkeit und Höhe

¹⁾ FÖRSTER, K., Die Wirkung äusserer Faktoren auf Entwicklung und Gestaltbildung bei *Marchantia polymorpha*. (*Planta*, 1927. 3, S. 325).

²⁾ BUCH, H., Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens I. (*Societas Scientiarum Fennica. Commentationes Biologicae* 1922, I, 4).

³⁾ DAVY DE VIRVILLE, A., L'Action du milieu sur les mousses. (*Rev. gén. bot.*, 1928. 40, Taf. 12).

⁴⁾ Wachstum im absoluten Dunkel auf natürlichen oder anorganischen Substraten scheint bei den Lebermoosen nicht möglich zu sein (FÖRSTER l.c., BUCH, in der S. 82 erwähnten Arbeit, wo auch Ausnahmen aufgezählt werden [S. 76]), scheint aber bei den Laubmoosen häufiger vorzukommen (DAVY DE VIRVILLE l.c. 1927. 39).

der Stämme, Über die Wirkung anderer Aussenfaktoren auf das oben erwähnte Verhältnis ist nichts Sichereres bekannt¹⁾.

Die Blattform ist nicht eingehend experimentell-morphologisch untersucht worden. Es kommen wahrscheinlich oft an ein und demselben Blatte Formverhältnisse vor, die von einander unabhängig nach den Aussenfaktoren variieren. Als allgemeine Regel gilt jedoch, dass stark vereinfachte Blätter²⁾ unter ungünstigen Aussenbedingungen, wie schwaches Licht, starke Feuchtigkeit (bei Landmoosen) u.s.w., auftreten. — Dass die Blattflächengröße in verschiedenen Abstufungen ein und desselben Aussenfaktors einer Optimumkurve folgt, liess sich erwarten und ist von ELLWEIN³⁾ für die Blätter von *Calypogeia* in allseitig gestaffelter KNOP'scher Nährlösung bestätigt worden. Wenn ELLWEIN aber nur das $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ oder das MgSO_4 staffelte (von 0,1 — 10 mal der normalen Konzentration) erhielt er zweigipflige Kurven⁴⁾.

Der anatomische Bau bei *Marchantia* vereinfacht sich unter „ungünstigen“ Aussenbedingungen; die Kammerung und die Assimilationsfäden entstehen überhaupt nicht oder bleiben unvollständig⁵⁾. In stark feuchter Luft oder unter Wasser bleiben bei sämtlichen Moosen die sekundären Membranverdickungen ganz aus oder entwickeln sich nur schwach⁶⁾. Bei *Funaria hygrometrica* steht die Membrandicke im umgekehrten Verhältnis zur Salzkonzentration

¹⁾ Nach GARJEANNE (Entwicklungsänderungen bei Lebermoosen. Rec. trav. bot. néerland., 1928. 25 A, S. 118) soll auch ein hoher CO_2 -gehalt der Luft etiolierend wirken, was m. E. jedoch noch der Bestätigung durch einwandfreie Laboratoriumuntersuchungen bedarf.

²⁾ Beispiele finden sich unter anderem bei BASTIT (Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des mousses. Rev. gén. de bot., 1891. 3, 255 et seqq), DAVY DE VIRVILLE (l. c. 1927, 39. 1928, 40) und BUCH S. 90, Fig. 1, 2 im II. Teil der S. 83 erwähnten Arbeit.

³⁾ ELLWEIN, H., Beiträge zur Kenntnis einiger Jungermanniaceen. (Botanisches Archiv, 1926. 15, S. 62, 63).

⁴⁾ ELLWEIN (l. c. S. 66—68) zog nur die Wirkung des Kations in Betracht. Die Zweigipfligkeit der Kurven macht es aber wahrscheinlich, dass auch das Anion oder vielleicht noch ganz andere Faktoren mit im Spiele gewesen waren. Diese entziehen sich jedoch dem Urteil, da keine näheren Angaben über die Versuchsanordnungen mitgeteilt werden. Von grossem Einfluss pflegt z.B. die relative Luftfeuchtigkeit zu sein, und diese sinkt mit zunehmender Salzkonzentration, zufolge der Dampfdruckerniedrigung.

⁵⁾ Z. B. FÖRSTER l. c. und die dort angegebene Literatur.

⁶⁾ Z. B. BUCH l. c., S. 15, 16; DAVY DE VIRVILLE l. c. 1927, S. 732;

der Nährösung¹⁾. Die Blattzellgrösse folgt bei *Calypogeia*²⁾ in gestaffelter KNOP'scher Nährösung fast einer Optimumkurve.

Die von den Aussenverhältnissen hervorgerufenen inneren, die Entwicklungsweise der Organe beeinflussenden Faktoren sind sehr wenig untersucht worden und sind wohl zum grossen Teil — wie z. B. die bei der Induktion der Dorsentralität wirkenden — der Forschung noch kaum zugänglich. In anderen Fällen sind sie vielleicht relativ einfacher Art. Z. B. bei den Überverlängerungen in feuchter Luft und unter Wasser wird man an einen übernormalgrossen, das Streckungswachstum beschleunigenden Turgor denken. Die Entwicklung der sekundären Membranverdickungen hängt wahrscheinlich auch irgendwie mit dem Turgor und dem osmotischen Zustande der Zellen zusammen³⁾. Das Verhältnis zwischen Länge und Breite des *Marchantia*-Thallus hängt deutlich von mehreren inneren Faktoren ab, die das Breitenwachstum der Flügel und das Längenwachstum der Rippe auf verschiedene Art beeinflussen. Z. B. die Steigerung der CO₂-Assimilation mit zunehmender Lichtmenge fördert sowohl das Längen- als Breitenwachstum, aber die Wachstumshemmung bei grossen Lichtmengen ist in der Rippe viel stärker als in den Flügeln.

§ 6. Die Bedingungen für die Entstehung und Entwicklungsart des Sporophyten bieten vorläufig nicht viel von Interesse, da die Entwicklung in hohem Grade determiniert zu sein scheint; Apogamie, d. h. Sporophytenentstehung aus anderen Zellen als der befruchteten Eizelle, scheint nicht möglich zu sein. Und bei für sich in Nährösungen kultivierten Laubmoossporophyten scheint die Entwicklung nicht wesentlich geändert werden zu können⁴⁾. An Laubmoos- und Anthocerotales-Fragmenten entsteht Protonema (Aposporie. Vgl. S. 43, Fussnote).

§ 7. Die experimentelle Morphologie im Dienste anderer Zweige der Mooskunde. Ein vergleichend morphologisches

¹⁾ PATSCHOVSKY: S. 172 in der S. 75 erwähnten Arbeit.

²⁾ ELLWEIN l. c. S. 62, 63, 65, 67.

³⁾ BUCH l. c. S. 17.

⁴⁾ HABERLANDT, G., Das Assimilationssystem der Laubmoos-Sporogonien. (Flora, 1886. 44, S. 45).

Problem wurde auf experimentellem Wege von BUCH¹⁾ 1911 gelöst; es wurde die Protonema-Natur der Brutorgane an den *Lophocolea minor*-Blättern und die Nichtprotonemanatur der *Lophozia-* und *Scapania*-Brutbüschel bewiesen. — Experimente zur Lösung ökologischer Fragen wurden z. B. von DAVY DE VIRVILLE²⁾ ausgeführt.

In die Systematik ist das Experiment erst spät eingedrungen. Die Systematiker hatten ihre eigene vergleichende Methode und ihren dadurch erworbenen „systematischen Blick“, mit dem sie — halb unbewusst — erbliche und vom Standort zufällig bedingte Eigenschaften unterschieden, und gingen ihre eigenen Wege, unabhängig von der darwinistisch-lamarckistischen Auffassung der Artentstehung, bis in das Zeitalter, wo schon die neue Erblichkeitslehre ihren Siegeszug begann. Da wurde gerade von einigen leitenden Bryologen³⁾ mit besonders scharfem Blick plötzlich einigen Standortsformen eine besondere Bedeutung als „werdenden Arten“, in darwinistisch-lamarckistischem Sinne, beigegeben. Statt nun den Wert derselben experimentell zu prüfen, begannen viele Systematiker eine Fülle solcher Arten und Varietäten zu beschreiben; die weniger kritischen unter ihnen beschrieben tatsächlich reine Modifikationen als Arten oder lieferten Individuenbeschreibungen. Glücklicherweise setzte bald die Reaktion ein, es wurde u. a. die Unhaltbarkeit mancher *Sphagnum*- und Lebermoosarten WARNSTORFS von KAVINA⁴⁾ und

¹⁾ BUCH, H., Über die Brutorgane der Lebermoose S. 33—39, 49. (Diss.) Helsingfors 1911.

²⁾ Hauptarbeit: l’Action du milieu sur les mousses (Rev. gen. bot., 1927, 39, S. 364 ff und 1928, 40, S. 30 ff). Diese verdienstliche Arbeit hätte noch mehr an Wert gewonnen, wenn außer den Längenmessungen an Stamm und Blatt auch das Gewicht der Ernte zur Beurteilung der optimalen Außenbedingungen benutzt worden wäre — freilich hätten dann die Versuche auf ganz andere Art ausgeführt werden müssen. Dass ein nur aus Längenmessungen erschlossenes Optimum des Gedeihens zu Fehlerschlüssen führen kann, zeigen die Etiementserscheinungen. Sicher unrichtig ist z.B., dass das Lichtoptimum für *Aulacomnium palustre* ein bedeutend abgeschwächtes Tageslicht ist, und dass die Art in der freien Natur also meist unter nicht optimalen Lichtbedingungen lebt (l. c. 39. S. 689).

³⁾ Z. B. SCHIFFNER, V., Bryologische Fragmente XXII. Über *Scapania obliqua* Arnell und ihr Auffinden in Europa. (Österr. botan. Zeitschrift, 1905, 55, S. 12).

⁴⁾ KAVINA, K., Ze života Sphagen (Über das Leben der Sphagnen). Sborník klubu prirodovedeckéhoz v. Praze 1911, p. 85—101. Prag 1912. — Derselbe, Oekogenesis der Lebermoose. (Vestnik V. sjez. ces prir 1915, S. 335). (Böhmisches Referat in Just, Botan. Jahresbericht 1915: I, S. 88).

einiger *Drepanocladus*-arten von HAMMERSCHMIED¹⁾) experimentell bewiesen. Durch von der Natur selbst ausgeführte Experimente kamen MÖNCKEMEYER, LOESKE u. a. zu ähnlichen Resultaten. 1922 untersuchte LOESKE²⁾ die Verwandlung der Blattform einiger *Drepanocladus*-Arten in Wasserkulturen und hob zugleich die Notwendigkeit des Experimentierens in der Systematik hervor. Unabhängig davon erschien im selben Jahr die erste grosse, auf experimenteller Grundlage ruhende Moos-systematische Arbeit, und die Fortsetzung davon erschien 1928³⁾. Die Methodik (l. c. 1922, S. 2) war folgende:

a) Allgemeine experimentelle Untersuchungen über die Modifizierbarkeit der Arten.

b) Kultur nahe stehender, „kritischer“ Formen unter genau denselben Aussenbedingungen. „Was zu ein und derselben Spezies gehörte, das musste sich so genau gleich gestalten, und umgekehrt“.

In einer 1926 erschienenen, systematische Zwecke verfolgenden experimentellen Arbeit stellte ELLWEIN⁴⁾ ein in zwei Punkten abgefasstes Programm auf, von denen der erste hauptsächlich mit a übereinstimmt. Der zweite lautet: „Scheidung der konstanten Eigenschaften von den veränderlichen, Vereinigung von Formen, die Träger gemeinsamer, konstanter Eigenschaften sind, zu Arten und Erklärung der sich von der *forma typica* ableitenden Wuchsformen durch den Nachweis der Übereinstimmung der natürlichen Bedingungen mit den Versuchsbedingungen, die zu ihnen führten“. Es ist dies ein ganz gewaltiges Programm (von dem auch nur ein kleiner Teil ausgeführt wurde), es muss aber, wie mir scheint, zu dem Endresultat führen, dass es keine Arten gibt, denn schliesslich sind doch keine Phänotypeneigenschaften — und um solche handelt es sich ja — ganz konstant. Da finde ich es doch besser, wie oben unter b), von der Voraussetzung auszugehen, dass die Phänotypeneigenschaften jenach den Aussenfaktoren variieren, und alle diejenigen Formen unter einer Art zu vereinen, die in übereinstimmender Weise

¹⁾ HAMMERSCHMIED, A., Einfluss des Wassers auf untergetauchte Moose (Mitt. Bayr. Bot. Ges., 1917. 111, S. 395—401).

²⁾ LOESKE, L., Bryologische Notizen (Herbarium, 1922. Nr. 62, S. 139. Verlag Th. O. Weigel. Leipzig).

³⁾ BUCH, H., Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens I (Societas Scientiarum Fennica: Commentationes Biologicae, 1922, I : 4) und II (dasselbst 1928, III : 1).

⁴⁾ ELLWEIN, H., Beiträge zur Kenntnis einiger Jungermanniaceen. (Botanisches Archiv, 1926. 15, S. 61).

auf dieselben Aussenfaktoren reagieren¹⁾). Eine im Grunde mit b) (s. vorher) übereinstimmende, aber im Freien auszuführende Artunterscheidungsmethode wurde von LOESKE²⁾ 1928 vorgeschlagen. Die „Sichtung“ der alten und das Aufsuchen event. neuer Arten mit Hilfe der Methode b oder ähnlicher Methoden, wird in Zukunft, wie auch LOESKE (l. c.) hervorhebt, eine wichtige Aufgabe u. a. für den Gattungsmonographen sein. Hierbei gilt es selbstverständlich mit der nötigen Vorsicht vorzugehen, damit man nicht in den entgegengesetzten Fehler verfällt, zu vieles zu verwerfen, wie dies schon bisweilen geschehen ist³⁾. Es sind nämlich die für die Artunterscheidung wichtigen erblichen Verschiedenheiten bei nahe stehenden Arten meist viel weniger auffällig als die Modifizierungen eines und desselben Individuums und können deshalb leicht übersehen werden.

¹⁾ Es gehört m.a. W. die Modifizierungsweise zu den Artigenschaften und muss in der Artbeschreibung berücksichtigt werden. Extreme Modifikationen als systematische Einheiten niederen Ranges zu behandeln ist m. E. prinzipiell unrichtig. Das hindert natürlich nicht, dass man sie für sich beschreibt, wenn man sie als Modifikationen bezeichnet und nach einem besonderen Nomenklatursystem benennt. (Vgl. BUCH l. c., 1928, S. 5—9).

²⁾ System und Experiment. (*Annales bryologici*, 1928, 1, S. 130).

³⁾ z.B. in MÖNKEMEYERS Laubmoosflora Mitteluropas, wo ohne experimentelle Prüfung manche sicherlich erblich verschiedene Arten verworfen oder degradiert worden sind.

CHAPTER IV

GERMINATION DES SPORES ET PHASE PROTONÉMIQUE

par

G. CHALAUD (Toulouse)

§ 1. Historique et Bibliographie. La germination des spores a été étudiée à trois points de vue: morphologie, cytologie, influence du milieu et des facteurs externes¹⁾. Le présent travail envisage uniquement le point de vue morphologique.

Les premières recherches remontent à HEDWIG (1782) pour les *Mousses*²⁾ et à MIRBEL (1835) pour les *Hépatiques*³⁾. Les travaux se poursuivent, isolés, mais nombreux, jusqu'à l'apparition des principaux manuels (SACHS, 1868, 1870, K. GOEBEL, 1874, 1882). A ce moment déjà, les grandes lignes de la question sont connues.

Par la suite, les points de détail vont être éclaircis les uns après les

¹⁾ On trouvera dans le travail de LORBEER (*Untersuchungen über Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre*, Heft I, t. XI.IV, 1927) une bibliographie complète de la question, examinée au point de vue cytologique, notamment l'indication des travaux de ALLEN, BLAKESLEE, CORRENS, GRÉGOIRE, RICKETT, SHACKE, SHOWALTER et v. WETTSTEIN. Il n'existe pas de travail aussi important sur l'influence du milieu et des agents externes; les travaux suivants et la bibliographie qu'ils renferment peuvent donner l'état de la question: BECQUEREL (1906). — FOREST HEALD. *Conditions of the germination of the spores of Bryophytes and Pteridophytes*; Bot. Gaz. t. XXVI, 1898. — FÖRSTER. *Die Wirkung äusserer Faktoren auf die Entwickl. u. Gestalt bei *Marchantia polymorpha*.* — KILLIAN. *Cultures d'Hépatiques*; C.R. de la Soc. de Biologie, t. LXXXVIII, 1923 et t. XCI, 1924. — MAGROU. *La symbiose chez les Hépatiques*; Ann. des Sc. Nat., t. VII, 10^e série, 1925. — SERVETTAZ (1913). — STEPHAN. *Untersuchungen über die Lichtwirkung bestimmster Spektralbez. u. bekannter Strahlungsintensitäten auf Farne u. Moose; Planta*, t. V, 1928. — TEODORESCO. *Observations sur la croissance des plantes aux lumières de diverses longueurs d'ondes*; Ann. des Sc. Nat., t. XI, 10^e série, 1929.

²⁾ HEDWIG. *Fundamentum historiae naturalis muscorum frondosorum*, 2 Teil 1782. Les premières observations sen blent être dues à J. HILL (1762) et à DAVID MESESE (1768).

³⁾ MIRBEL. I. *Rech. Anat. et physiol. sur le *Marchantia polymorpha**; II. *Complément des Observations sur le *Marchantia polymorpha**; Mém. de l'Ac. Roy. des Sc., t. XIII, 1835,

autres, en grande partie sous l'impulsion de K. GOEBEL, ainsi qu'en témoigne la collection de Flora, de 1889 à 1930. Les étapes sont marquées par l'apparition des grands ouvrages de systématique et d'organographie (V. SCHIFFNER. Hepaticae, in Engler & Prantl. I. Teil, 3. Abt. 1898 et 1909); — C. MÜLLER (Berlin) Musci, ibid., 1898 et 1909; — K. GOEBEL. Org. der Pflanzen, I. & II. Teil, 1898, 1913, 1918). Enfin une excellente mise au point se trouve dans les dernières éditions de ces ouvrages (W. RUHLAND. Musci, Allgemeiner Teil: Die natürl. Pflanzenfamilien, II. Aufl. t. X, Leipzig 1924; — K. GOEBEL. Organographie der Pflanzen, III. Aufl. I. Teil, Jena 1928 et II. Teil, Jena 1930), ainsi que dans le volume de W. LORCH, Anatomie der Laubmose (Handb. d. Pflanzenanatomie, II Abt., 2 Teil, Bd VIII¹, Berlin, 1931).

Une importante partie de la Bibliographie est indiquée, pour les Hépatiques, dans le travail de V. SCHIFFNER (Hepaticae, 1909). Les travaux de W. RUHLAND (Musci, 1924) et de W. LORCH (1931) contiennent, pour les MOUSSES, une Bibliographie complète de la question.

On consultera notamment, outre les articles et ouvrages mentionnés dans les notes infrapaginales :

I. — La série des articles parus dans Flora, sous la signature de K. GOEBEL (t. LXXII, 1889, — t. LXXVI, 1892, — t. LXXVII, 1893, t. LXXXV, 1898, — t. XCIV, 1907), de HERZOG (t. CIX, 1917), de SCHOENE (t. XCVI, 1906), et de v. GAISBERG (t. CXIV, 1921).

II. — Le travaux suivants: BECQUEREL. Germination des spores d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum*; — Rev. gén. de Bot., t. XVIII, 1906. — BOLLETER. *Fegatella conica* (L.) Corda; — Beih. z. Bot. Centralbl., t. XVIII, 1905. — CAMPBELL. The structure and development of the Mosses and Ferns, 1895. — CASARÈS-GIL. Flora Iberica, Briofitas (Prim. parte, Hepaticas); — Museo de Cienc. Nat. Madrid, 1919. — CHALAUD. Le cycle évolutif de *Fossumbronia pusilla*. La phase protonémique; — Rev. Gén. de Bot., t. XLI, 1929. — CHALAUD. La germination des spores de *Lophocolea cuspidata* et de *Chiloscyphus polyanthus*; — Ann. Bryologici, t. IV, 1931. — CORRENS. Untersuchungen über die Vermehrung d. Laubmose... Iena, 1899. — ELLEN. The germination of the spores of *Conocephalum conicum*; — Americ. Journ. of Botany, t. VII, 1920. — FLEISCHER. Sporenskeimung u. vegetative Fortpflanzung der *Ephemerospis tibodensis*;

— Ann. Bryologici, t. II, 1929. — JANZEN. Die Jugendformen der Laubmoose und ihre Kultur; — Ber. d. westpr. Bot. — Zool. Ver., 1912. — LAMPA. Unters. an einig. Lebermoosen; — Sitz. Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., t. CXI, 1902 et t. CXII, 1903. — LOTSY. Vortr. über botan. Stammesgeschichte, t. II, Iena, 1909. — O'HANLON. Germination of spores and early stages in development of gametophyte of *Marchantia polymorpha*; — Bot. Gazette, t. LXXXII, 1926. — SHOWALTER. Germination of the spores of *Riccardia pinguis* and of *Pellia Fabroniana*; — Bull. of the Torrey Bot. Club, t. LII, 1925. — SERVETTAZ. Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des Mousses en milieux stérilisés; — Ann. des Sc. Nat., t. XVII, 9^e sér., 1913. — STUDHALTER. Germination of spores and Development of *Riella americana*; — Bot. Gazette, t. XCII, 1931. — TEODORESCO. Sur le protonema des Marchantiacées; — Arch. de Botanique, t. II (Bull. mens.), Caen 1928.

§ 2. Conditions Générales de la Germination. Placées dans des conditions favorables, la grande majorité des spores germent au bout d'un laps de temps très court (1 à 4 jours pour *Lophocolea cuspidata*, *Lunularia cruciata*, *Funaria hygrometrica*). Cependant les spores d'*Andreaea* et de *Grimmia* germeraient seulement après une semaine, celles de *Bartramia pomiformis* après un mois, celles de certains *Sphagnum* exigerait de 2 à 3 mois; celles d'*Hypnum velutinum*, *Hypnum purum*, *Polytrichum juniperinum*, *Atrichum undulatum*, *Brachythecium rutabulum* un délai de 2 à 6 mois¹⁾.

Les spores des Bryophytes paraissent conserver pendant longtemps leur pouvoir germinatif; j'ai observé des spores de *Sphagnum* germant trois ans après leur récolte; les spores d'*Oedipodium* peuvent rester au repos pendant 20 ans et SCHIMPER signale certaines spores de Mousses ayant germé 50 ans après leur mise en herbier.

La déhiscence se produit d'une manière essentiellement différente dans les spores à parois minces (*Funaria*, *Lophocolea*, *Lunularia*) et dans les spores dont la paroi externe est fortement épaisse (*Bartramia*, *Sphagnum*, *Fossombronia*). Chez les premières, l'exospore se déchire irrégulièrement pour laisser passer le filament protonémique (fig. 1);

¹⁾ SERVETTAZ (1913) à qui sont dues en partie ces indications, observe „d'importantes différences dans le temps nécessaire à la germination entre les spores d'une même espèce, provenant de sporogones distincts“. Les variations peuvent aller de 8 jours à 8 semaines; elles sont dues probablement à un degré inégal de maturité des spores.

chez les autres, au contraire, la rupture se produit suivant des lignes de moindre résistance placées dans la partie de l'exospore où les épaississements sont plus faibles, par suite d'un contact plus ou moins prolongé avec les trois autres spores de la même tétrade (fig. 2). Les spores de *Blasia* passent pour se comporter comme des spores à parois minces dans le cas où elles sont isolées sur le milieu de culture, et comme des spores à parois épaisses dans le cas où elles sont ensemencées en groupe; cette observation pourrait n'être qu'une interprétation défectueuse de faits analogues à ceux que j'ai signalés chez *Fossumbronia*¹).

§ 3. Comparaison entre le Protonema des Mousses et le Protonema des Hépatiques. 1. Pour les Mousses, l'exemple classique est *Funaria hygrometrica*; peu de temps après avoir été ensemencée, la spore gonfle, l'exospore se rompt, l'endospore s'étire en un tube court, riche en chlorophylle et d'abord unicellulaire. Puis il apparaît une cloison qui isole, sous forme de cellule externe, la partie du tube ayant quitté la spore. Cette cellule produit, en arrière d'elle, une série d'autres cellules qui forment un filament riche en chlorophylle (Chloronema de CORRENS) et à croissance terminale ininterrompue. Habituellement, les cellules du filament ne se divisent plus par des cloisons transversales; mais elles produisent latéralement, non loin de leur paroi apicale, des renflements qui s'isolent par une cloison de séparation et fonctionnent à leur tour comme initiale terminale d'une ramification; il se forme ainsi un filament protonémique ramifié²).

L'activité cinétique de la spore ne s'arrête pas, en général, après la production de ce premier filament. La cellule restée engagée dans l'exospore peut donner directement naissance à un nouveau filament protonémique et même à plusieurs, possédant tous une croissance terminale propre et la possibilité de produire des ramifications latérales.

Au cours de la croissance du protonéma, un certain nombre de rameaux pénètrent dans le sol, perdent leur chlorophylle et se trans-

¹) G. CHALAUD, Rev. gén. de Bot., t. XLI, p. 101—108, 1929.

²) Dans certains cas, surtout dans les rhizoides, les cloisons transversales sont obliques par rapport à l'axe longitudinal. — MUELLER-THURGAU (cité d'après RUHLAND, 1924) voulait voir dans cette disposition la preuve que la cellule terminale des filaments représentait l'initiale terminale préformée du futur gamétophyte; on ne peut rien retenir de cette théorie après les observations de K. GOEBEL et de CORRENS.

forment en rhizoïdes. Avec l'âge, les parois des filaments s'épaissent et prennent une teinte brune. Il existe un mode très simple de reproduction végétative des protonémas: par suite de la mort de certaines cellules, le filament peut se trouver découpé en fragments de taille plus ou moins considérable; chacun de ces fragments donne naissance soit à un protonéma nouveau, soit à un petit massif cellulaire se comportant comme un propagule¹⁾.

Les jeunes pousses se forment aux dépens des cellules du filament²⁾; une papille se soulève, se renfle en un petit bourgeon pluricellulaire, de dimensions à peu près constantes, dans lequel se découpe, suivant un processus assez simple, l'initiale terminale de la plante feuillée³⁾.

Dans quelques cas (*Phascum cuspidatum*), ce bourgeon avorte; une ou plusieurs de ses cellules s'allongent et donnent naissance à de nouveaux filaments.

II. Par de nombreux points, la phase protonémique des Hépatiques rappelle celle des Mousses:

Chez *Lophocolea*, par exemple, la spore gonfle de même, déchire l'exospore et produit un tube protonémique simple ou ramifié, dont la croissance est à la fois terminale et intercalaire.

Les cellules du filament peuvent donner naissance à des ramifications latérales; elles produisent, à cet effet, des papilles qui s'allongent, se divisent et donnent naissance à une file de cellules analogues, au filament lui-même.

L'activité cinétique de la spore ne s'arrête pas après la production d'un filament ramifié; elle peut produire un deuxième et même plusieurs filaments possédant à la fois une croissance terminale et une

¹⁾ Des propagules de formes très diverses sont signalés par SERVETTAZ sur les protonémas d'*Orthotrichum obtusifolium*, *Pogonatum nanum*, *Phascum cuspidatum*, *Hypnum purum*, *Tortula montana*.

²⁾ Dans certains cas, observés par MUELLER-THURGAU le bourgeon se forme aux dépens de la cellule terminale du filament.

³⁾ „Wie entsteht nun ein Moospflänzchen? Aus der Ausstülpung einer Protonemazelle, die anfangs von einer Hervorwölbung, welche zu einem gewöhnlichen Protonema-Zweige werden wird, nicht zu unterscheiden ist. Als bald aber entsteht in dieser Ausstülpung eine sehr schiefe Wand, wodurch eine obere von einer unteren Zelle getrennt wird. In der oberen Zelle bildet sich nun eine Wand senkrecht zur ersten und als bald noch eine, welche sich diesen beiden in solcher Weise ansetzt, dass die dadurch gebildete Scheitelzelle die Form einer dreiseitigen Pyramide hat“ (LOTSY, p. 7, 1909). Cette explication ne paraît pas pouvoir être généralisée. — SERVETTAZ (1913) a montré que, chez *Phascum cuspidatum*, les bourgeons avaient des formes assez variées; il en est de même dans la plupart des cas, notamment chez *Mnium affine* (CHALAUD, Rev. Gén. de Bot., t. XXXIX, 1927).

- Fig. 1 Germination des spores de *Lophozolea cuspidata*.
- 2 Spore de *Fossombronia pusilla*, après la sortie du filament protonémique.
- 3 Jeune gamétophyte de *Lepidolaena clavigera* (d'après GOEBEL).
- 4 Jeune gamétophyte de *Dicnemon calycinum* montrant le corps cellulaire, ic, les rhizoïdes marginaux, rh, et la plante mâle (d'après GOEBEL).
- 5 Germination des spores d'*Orthotrichum obtusifolium* (d'après SERVETTAZ).
- 6 Filament protonémique de *Chiloscyphus polyanthus* montrant trois jeunes gamétophytes issus de la même spore.
- 7 Filament protonémique de *Bucegia romanica* montrant six jeunes thalles issus de la même spore, sp (d'après TEODORESCO).
- 8 Lame protonémique de *Riella helicophylla* montrant deux points végétatifs, V (d'après GOEBEL).
- 9a Lame protonémique d'*Andreaea petrophila* portant latéralement deux jeunes bourgeons (d'après BERGGREN); 9b. Protonema pourvu de lames foliacées, f (d'après BERGGREN); — 9c. Arbuscule protonémique dressé sur le support et portant un bourgeon terminal (d'après KÜHN).
- 10a Germination des spores de *Sphagnum cymbifolium* montrant le fonctionnement provisoire d'une initiale à deux faces. — 10b. Jeune bourgeon de *Sphagnum cymbifolium* (d'après C. MÜLLER, Berlin).

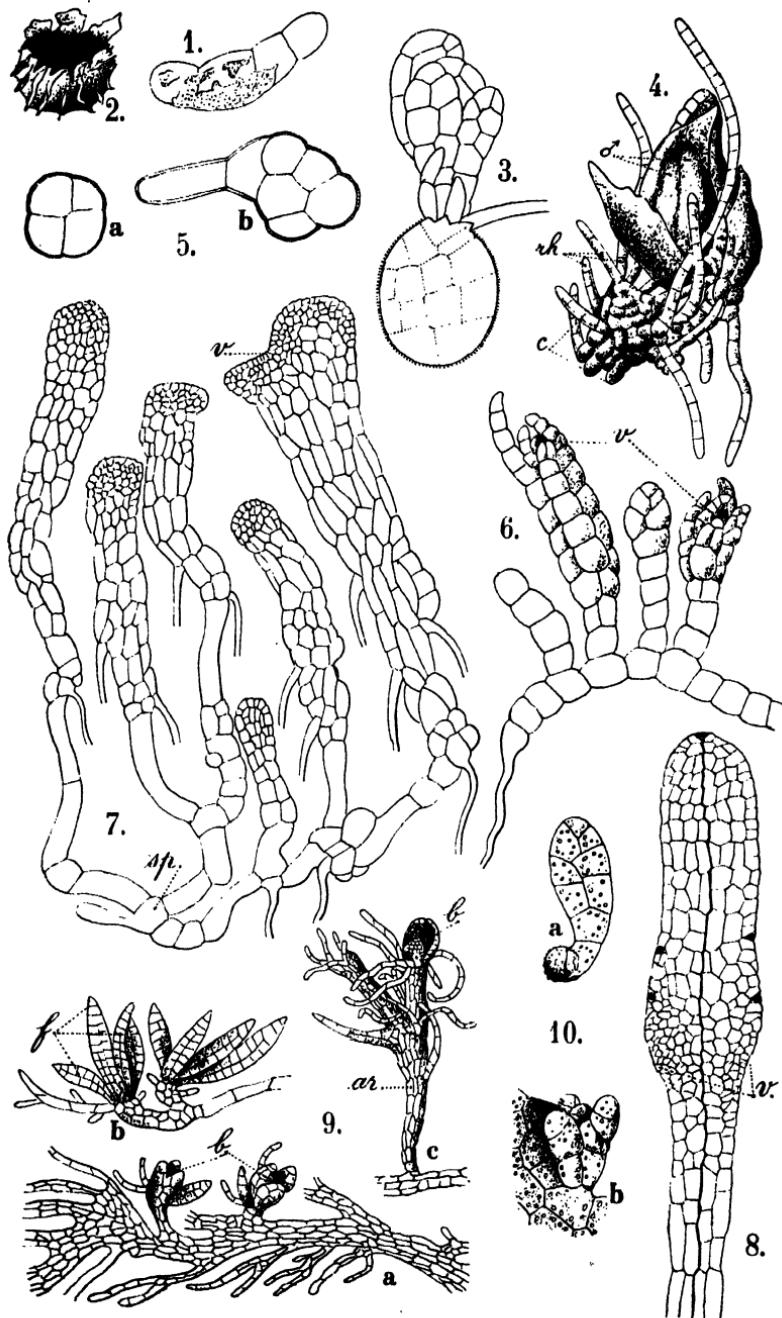


Fig. 1—10.

croissance intercalaire et pouvant se ramifier un certain nombre de fois.

Les rhizoïdes se forment aux dépens des cellules latérales, ils peuvent se rencontrer sur un point quelconque du filament.

A aucun moment, les cellules du filament n'épaissent leurs parois; si le filament acquiert une très grande longueur, on voit au contraire les cellules de la base dégénérer et disparaître, alors que les cellules terminales continuent leur croissance.

Il existe un mode de reproduction végétative très analogue à celui de *Funaria*; chez *Chiloscyphus* par exemple, les cellules du filament peuvent se séparer et chacune d'elles donne naissance à un nouveau protonéma qui ne tarde pas à différencier un point végétatif.

Les gamétophytes se forment en général aux dépens des cellules terminales du filament; un certain nombre de divisions interviennent en tous sens dans la cellule terminale; il se forme ainsi un bourgeon, reconnaissable presque toujours à la petite taille de ses cellules et dans lequel se différencie l'initiale¹⁾.

On voit assez souvent ce bourgeon arrêter sa croissance et donner naissance à un ou plusieurs filaments protonémiques secondaires.

Dans les cas les plus connus, chaque spore donne naissance à une seule pousse feuillée; mais une observation plus précise montre que, chez *Chiloscyphus*, chaque filament peut donner un grand nombre de tiges (fig. 6); il en est vraisemblablement de même chez *Lophocolea* et chez beaucoup d'autres Hépatiques. La fragilité des filaments protonémiques ne permet pas, dans beaucoup de cas, de se rendre compte si les jeunes tiges recueillies l'une auprès de l'autre proviennent ou non de la même spore.

Ce schéma de la phase protonémique chez les Mousses et les Hépatiques fait ressortir un certain nombre de ressemblances:

1. Augmentation de volume de la spore.
2. Forme filamenteuse des protonémas.
3. Croissance surtout terminale de ces filaments.
4. Ramification habituelle aux dépens d'une cellule quelconque.

¹⁾ Ce bourgeon apparaît parfois sur une papille, formée aux dépens d'une cellule latérale du filament, qui peut être considérée comme une ramification réduite à une seule cellule (CHALAUD, Rev. gén. de Bot. p. 138, 1929). De plus, la forme du bourgeon est beaucoup plus variable que chez les Mousses: tantôt il apparaît sous forme d'un massif cellulaire globuleux, à nombre variable de cellules; tantôt il est représenté seulement par un groupe de très petites cellules situées à l'extrémité du filament; tantôt il passe complètement inaperçu, le filament protonémique passant alors insensiblement à la jeune tige.

5. Apparition de rhizoïdes négativement phototropiques.
6. Passage au gamétophyte par l'intermédiaire du bourgeon.
7. Multiplication végétative simple de chacun des filaments.
8. Formation de plusieurs gamétophytes aux dépens d'une même spore.

Néanmoins, sur des points essentiels, les Mousses et les Hépatiques se comportent d'une manière très différente:

Mousses	Hépatiques
1. Croissance du filament uniquement terminale.	1. Croissance à la fois terminale et intercalaire.
2. Naissance des ramifications au-dessous de la cloison terminale la plus rapprochée du sommet.	2. Naissance des ramifications en un point quelconque de la cellule qui les produit.
3. Rhizoïdes cloisonnés (homologues d'un filament entier).	3. Rhizoïdes unicellulaires (homologues d'une cellule unique).
4. La paroi des filaments s'épaissit et devient brune.	4. La paroi des filaments reste cellulosique et mince.
5. Chaque spore donne un très grand nombre de bourgeons.	5. On ne rencontre souvent qu'un seul bourgeon issu de la spore.
6. Les bourgeons ont une forme relativement simple et définie.	6. Les bourgeons ont une forme extrêmement variable; il est impossible de reconnaître un ordre dans l'apparition des cloisons.
7. Les bourgeons naissent aux dépens d'une cellule quelconque du filament, rarement aux dépens des cellules terminales.	7. Les bourgeons naissent aux dépens des cellules terminales, rarement aux dépens des cellules latérales.

§ 4. Variations du Protonema. Les deux types de protonéma que je viens de décrire sont classiques; mais il y a, chez les Mousses, comme chez les Hépatiques, des variations considérables autour de ces types.

I. Dans un premier cas, on assiste à une réduction de la phase protonémique, par suite de l'apparition, dans la spore même, de cloisonnements donnant naissance à un massif cellulaire dans lequel s'individualise directement l'initiale (Cas des Hépatiques) ou aux dépens duquel se forment les filaments protonémiques porteurs des bourgeons (Cas des Mousses).

II. Dans un deuxième cas, au contraire, la phase protonémique change de forme; dans les cellules terminales du filament intervient plus ou moins tôt des cloisonnements longitudinaux ou obliques donnant naissance à une lame protonémique.

Deux tendances peuvent alors se manifester: 1^o ou bien cette lame passe insensiblement à la plante ordinaire (thalle ou tige feuillée), simplifiant ainsi considérablement la phase protonémique (Hépatiques); 2^o ou bien, au contraire, les lames tendent à prolonger la phase protonémique, soit en permettant une utilisation meilleure des conditions de lumière (*Schistostega*), soit en prenant possession du substratum par suite de conformations morphologiques favorables (*Sphagnum*), soit en différenciant des organes spéciaux permettant une vie indépendante de longue durée (*Andreaea*, *Diphyscium*, *Tetraphis*).

III. Dans un dernier cas, le protonéma devient perennant et occupe la plus grande partie de la vie du gamétophyte.

§ 5. Réduction de la Phase protonémique. I. Cas des Hépatiques:

Chez *Fullania dilatata*, les premières divisions se produisent dans la spore même; il s'y forme d'abord un octant de cellules, puis la division s'y poursuit et le massif de cellules s'accroît jusqu'à briser l'exospore; les rhizoïdes apparaissent; l'initiale du jeune rameau s'individualise et construit une petite tige d'abord rudimentaire, ébauche de la tige feuillée définitive ¹⁾.

Chez *Lepidolaena clavigera*, une espèce très voisine, il se forme dans la

¹⁾ J'ai observé la germination des spores de cette espèce dans la capsule de sporogones ouverts, mais maintenus à l'humidité dans un récipient en verre complètement clos; dans ces conditions, les spores mûres germent rapidement sur place.

spore un complexe de cellules nombreuses et petites; l'initiale est déjà individualisée quand l'exospore se brise pour laisser passer le filament (fig. 3). Cette plante présente probablement la phase protonémique la plus réduite qui ait été signalée; le protonema est formé en effet uniquement par le massif de cellules contenu dans la spore¹⁾.

Les Hépatiques à spores pluricellulaires (*Pellia*, *Fegatella*, *Madotheca*, *Androcryphia* et *Dendroceros*) offrent quelque chose de très analogue. Il s'agit, comme on le sait, de spores dont la germination commence dans le sporogone même; une observation de G. NICOLAS²⁾ le prouve nettement; cet auteur a rencontré dans un sporogone de *Fegatella* deux sortes de spores: les unes unicellulaires, brunes et petites (50 à 70 μ), les autres pluricellulaires, vertes, volumineuses (75 à 100 μ); les premières étaient envahies par un mycélium qui avait empêché la germination, mais permis la différenciation de l'exospore; un semis naturel a donné le résultat attendu: seules les grosses spores ont continué à germer.

Contrairement à l'apparence, la réduction du protonéma chez ces trois espèces est moins poussée que chez *Lepidolaena*. Le complexe cellulaire quittant la spore ne possède pas, en effet, l'initiale terminale de la future plante; celle-ci s'individualisera plus tard seulement, parfois après que s'est développé un protonéma massif, souvent ramifié.

2. Cas des Mousses.

Chez *Orthotrichum obtusifolium*, *Dicranella heteromalla*, *Tortula muralis*, *Brachythecium rutabulum*, il se forme, en partie dans la spore (fig. 5), en partie hors de la spore, un complexe cellulaire où les cloisonnements semblent désordonnés; un certain nombre de filaments protonémiques partent de ce complexe, et c'est à leurs dépens que se constitueront, suivant le mode habituel, les bourgeons des jeunes tiges. (C. SERVETTAZ, 1913).

¹⁾ On trouve, chez *Fossombronia* et chez *Lophocolea*, des cas où le filament, considérablement réduit, permet de penser que la différenciation du bourgeon commence aussitôt après la rupture de l'exospore. Entre ce cas et celui où le filament se forme normalement, il existe tous les intermédiaires.

²⁾ G. NICOLAS. Nouvelles observations sur *Fegatella conica*. C.R. Ac. des Sc. p. 1014—1015, 1927. (Cette observation permettrait de croire que les faits d'hétérosporie signalés notamment chez *Sphagnum* et chez *Anthoceros* seraient dus au parasitisme; l'infection du sporogone postérieurement à la formation des tétrades arrêterait la croissance des spores atteintes, tout en permettant la formation de l'exospore).

Chez *Cinclidotus fontinaloides*, ELSSMANN¹⁾ signale que les sporogones contiennent à la fois des spores unicellulaires et des spores pluricellulaires.

Le cas de *Pleurozia*, n'est pas très différent; chez cette plante, on trouve tous les stades intermédiaires entre la spore à deux cellules et le petit massif cellulaire protonémique rappelant les formations des espèces précédentes (GOEBEL, p. 927, 1930²⁾.

Cette mousse forme une transition remarquable avec les espèces chez lesquelles les sporogones livrent à maturité des spores pluricellulaires; ce sont, par exemple, *Eucamptodon Hampeanum*, *Dicnemon semicryptum*, *Dicnemon calycinum*, *Cleistostoma ambigua*, *Cryphaea macrospora* et *Cryphaea gracillima*, *Synodontia cochlearifolia*, *Drummondia sinensis* . . . etc.

La figure 4 (d'après GOEBEL) donne une idée du corps cellulaire, c, qui provient du sporogone, ainsi que de la manière dont se forment les rhizoïdes, rh, et la plante feuillée (*Dicnemon calycinum*, (pl. 3).

¹⁾ E. ELSSMANN. Studien über wasserbewohnende Laubmose, *Hedwigia*, p. 52—145, t. 64, 1022.

²⁾ Dans tous les cas où l'exospore peut être retrouvée dans les sporogones, il semble hors de doute que le massif pluricellulaire représente une spore et non une tétrade. Les stades où apparaît une division en 4 cellules (*Pleurozia*) sont analogues à ceux qui s'observent lorsque débutent les cloisonnements dans les spores de *Frullania*, *Pellia*, *Orthotrichum*. De plus, en suivant le développement cytologique des spores de *Fossombronia*, on voit l'exospore apparaître seulement après la division homéotypique et envelopper entièrement chaque spore; à ce moment, la cohésion entre les 4 masses est rompue et les divisions ultérieures ne pourraient, dans tous les cas, qu'accentuer la séparation entre les 4 spores.

Dans les cas où l'exospore n'a pu être retrouvée, il semble plus difficile de dire si les corps cellulaires représentent des spores unicellulaires devenues pluricellulaires (Voir LORCH, p. 13, 1931). On peut affirmer cependant que la formation de ces masses de cellules a été précédée d'une réduction chromatique; en effet, ces corps cellulaires sont *haploïdes* (puisqu'ils donnent naissance à un gamétophyte) et proviennent d'un tissu archésporial *diploïde*. On se trouve donc en présence de deux hypothèses: ou bien la division hétérotypique (réductionnelle) survenue dans le tétradocyte est suivie de divisions normales aboutissant à un complexe de cellules à n chromosomes; — ou bien cette division hétérotypique est suivie (comme dans tous les cas connus jusqu'à ce jour) d'une division homéotypique qui isole quatre masses, quatre spores, dans chacune desquelles intervient ensuite les mitoses nécessaires à la constitution du corps cellulaire. Une étude cytologique de l'évolution de l'archéspore pourrait résoudre cette question; nos connaissances actuelles sur la sporogénèse plaident très fortement en faveur de la deuxième hypothèse: corps cellulaire homologue d'une spore. Dans tous les cas connus, en effet, la division réductionnelle est suivie d'une division homéotypique isolant dans le tétradocyte quatre masses rapidement individualisées.

On trouvera, sur les cas analogues, des détails complémentaires dans un article de HERZOG¹⁾, dans l'Organographie de GOEBEL (1930), et dans l'ouvrage de W. LORCH (1931).

La différence entre ces divers cas et ceux qui se rencontrent chez les Hépatiques réside dans le fait que le massif cellulaire formé dans la spore ne donne pas directement l'initiale de la plante feuillée. Celle-ci sera formée, comme dans les cas ordinaires, aux dépens d'un filament (court et épais chez *Dicnemon calycinum*).

On peut se demander si, chez les Mousses signalées par C. SERVET-TAZ, on se trouve en présence d'une réduction notable de la phase protonémique; leur intérêt à ce point de vue est secondaire; mais, de la même manière que *Frullania* explique le cas de *Pellia*, elles permettent de comprendre les faits signalés chez *Pleurozia* et les *Dicnemonacées*.

Chez ces plantes, la réduction de la phase protonémique qui ne fait plus aucun doute, s'accompagne d'une adaptation remarquable à la vie épiphyte: „Zunächst ist klar dass die Keimung innerhalb der Kapsel eine Abkürzung der Protonemaentwickelung ausserhalb der Kapsel ermöglicht. Die genannten *Dicnemaceen* und *Cleistostoma* sind Epiphyten die zeitweilig Austrocknung zu ertragen, zeitweilig aber auch Wasser in Überfluss zur Verfügung haben. Ein Zellkörper wird langsamer austrocknen und eine raschere Pflanzenentwicklung ermöglichen als ein Fadenprotonema” (GOEBEL, p. 928, 1930).

§ 6. Changement de forme de la Phase protonémique. I. Cas des Hépatiques.

Dans un très grand nombre de cas (*Riella*, *Targionia*, *Monoselenium*, *Lunularia*, *Preissia*, *Bucegia*, *Aneura*, *Metzgeria*, *Lejeunea*, *Anthoceros*), le filament reste court; la cellule terminale de chacune de ses branches se cloisonne activement donnant naissance à une série de lames à symétrie dorsi-ventrale; chacune d'elles se transformera graduellement en un thalle adulte. La figure 7 indique comment se passent les faits chez *Bucegia romanica*.

Chez *Anthoceros crispulus*, les observations ont été faites par CASARES-GIL dans une station naturelle; la germination de la spore se produit d'une manière analogue, mais le filament n'était pas ramifié. Chez certaines espèces du même genre, le filament manque; il sort de la spore une étroite lame protonémique qui s'étale ensuite.

¹⁾ TH. HERZOG. Über mehrzellige Sporen bei Laubmoosen, Flora, t. CIX, 1917.

Chez *Lejeunea*, les cloisonnements commencent dans la spore même; tantôt il s'y forme un tube court, ébauche du filament protonémique, dont l'extrémité s'étale ensuite en une lame; tantôt la spore donne naissance directement à une lame étroite qui s'élargit au cours de sa croissance.

Chez *Riella*, le filament protonémique est d'abord dressé; la cellule terminale donne naissance à une lame, également dressée, formée d'abord de cellules, jeunes mais dont les cellules terminales passent assez rapidement à un stade adulte; sur les côtés et vers la base se différencient par contre deux points végétatifs dont un seul parvient en général à donner une plante adulte (fig. 8).

Un examen d'ensemble des différents cas montre qu'il existe toujours, en un point quelconque de la lame protonémique considérée, un point végétatif au moins, formé de cellules de petite taille, à caractères méristématiques. Parfois (*Lejeunea*, *Metzgeria*, *Preissia*, plusieurs *Marchantiales*), ce point végétatif montre avec netteté une initiale à deux faces, du type connu chez les frondes sans nervure de *Metzgeria*.

La plante adulte se forme aux dépens des cellules du point végétatif, l'une d'entre elles (l'initiale provisoire, quand elle existe) se transformant en initiale terminale du thalle définitif ou de la plante feuillée¹⁾.

Théoriquement, la phase protonémique s'achève au moment où la différenciation de l'initiale définitive est accomplie. Pratiquement, il est impossible de reconnaître cette transformation, sauf chez *Lejeunea*, où la cellule initiale de la tige donne naissance à une pousse à symétrie radiale. Chez les *Marchantiales* et les *Metzgeriales*, on voit seulement la lame protonémique passer insensiblement au thalle. La limite est plus difficile encore à reconnaître chez *Metzgeria* par exemple où la fronde adulte possède, comme la lame protonémique, une initiale à deux faces; il n'existe plus aucun moyen de séparer les deux formations, l'apparition de la nervure elle-même ne fournissant pas un bon caractère, puisque de nombreuses frondes en sont dépourvues, à la base par exemple.

¹⁾ Placées dans des conditions défectueuses (excès d'humidité, mauvais éclairement, milieu nutritif insuffisant) les lames protonémiques comme les bourgeons ordinaires peuvent produire à nouveau des filaments protonémiques, parfois aux dépens de la cellule initiale elle-même (*Preissia*).

2. Cas des Mousses.

Chez *Schistostega osmundacea*, à côté des filaments protonémiques normaux, on trouve, dans des conditions d'éclairement défectueuses, des filaments courts, terminés par des lames largement étalées dans un plan perpendiculaire aux rayons lumineux¹⁾; les cellules de ces lames sont lenticulaires et peuvent, si les conditions d'éclairage s'améliorent, donner naissance à de nouveaux filaments protonémiques.

Chez *Sphagnum*, le filament protonémique reste court; dans la cellule terminale, se produisent très tôt des cloisons longitudinales et obliques qui donnent naissance à une lame étalée. L'extrémité des rhizoïdes, réapparaissant accidentellement à la lumière, donne de même une lame protonémique. Les cellules marginales de ces lames donnent naissance à des lames nouvelles ou à des lobes de plus ou moins grande taille qui finissent par se rendre indépendants; leur développement est tel que ces formations finissent par recouvrir le substratum entier, à la manière des prothalles des fougères. Les bourgeons se forment suivant le mode habituel, aux dépens des cellules marginales.

Chez *Oedipodium*, le filament protonémique ne dépasserait pas 8 cellules, il se forme ensuite, à l'extrémité de ce filament une lame protonémique assez fortement épaissie dans sa partie médiane et dressée sur le support. Les bourgeons proviennent également des cellules marginales.

Chez *Andreaea*, les cloisonnements débutent dans la spore; celle-ci se transforme, sans augmentation appréciable, en un petit bourgeon formé, comme chez *Frullania*, par un octant de cellules; il sort de la spore un filament cloisonné longitudinalement qui s'étale finalement sur le support en une lame allongée, très ramifiée, rappelant les larges lames de *Sphagnum* par la manière dont elle envahit le substratum.

Le protonéma de cette mousse offre, de plus, quelques particularités intéressantes: sur les lames protonémiques se rencontrent tantôt des organes aplatis que leur forme régulière et leur fonction probable d'organes assimilateurs a fait désigner sous le nom de feuilles protonémiques, tantôt de petits arbuscules dressés, interprétés comme des

¹⁾ Ces lames protonémiques causent la phosphorescence particulière de cette espèce. Consulter à ce sujet le travail de R. GISTL. — Beziehungen zwischen Licht und *Schistostega*-Vorkeim. — Ber. d. deutsch. bot. Ges., p. 483—492, 1926.

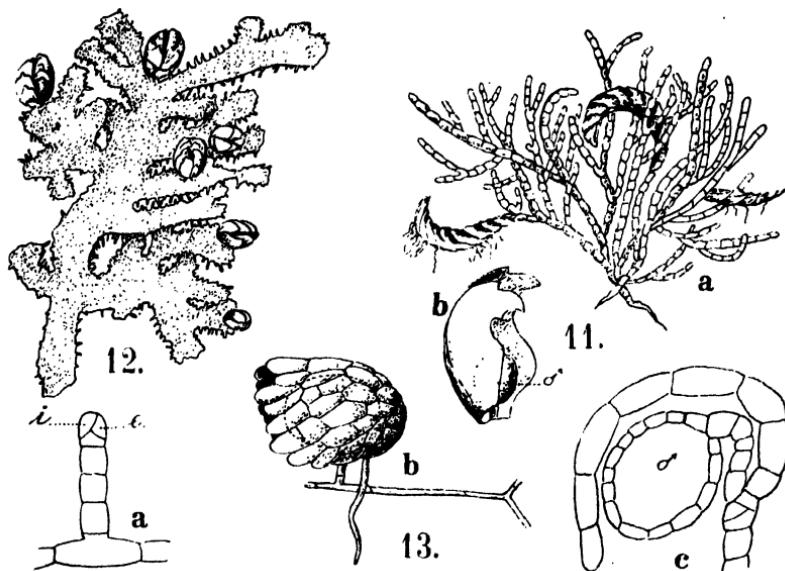
formes de résistance à cause de l'épaisse cuticule qui recouvre leurs paroïs (fig. 9).

On connaît un certain nombre d'autres Mousses différenciant ainsi des organes spéciaux sur leur protonéma: *Georgia pellucida* possède un protonéma filamenteux, mais pourvu de place en place, d'organes étalés rappelant les feuilles protonémiques d'*Andreaea*; de même *Tetradontium*, une espèce voisine; chez *Diphyscium foliosum*, il existe également des organes assimilateurs, mais en forme d'entonnoir.

On trouvera dans le travail de RUHLAND et surtout dans l'Organographie de GOEBEL une étude plus détaillée de ces organes si curieux. Comme l'ont montré ces deux auteurs, la lame protonémique accidentelle de *Schistostega* apparaît comme une forme d'adaptation à un éclairage unilatéral; chez *Sphagnum* et *Andreaea*, le protonéma est adapté à une conquête rapide du support auquel il peut en outre se fixer d'une manière efficace. De plus, *Andreaea* (fig. 9) possède la forme protonémique de beaucoup la plus parfaite, en ce sens qu'au protonéma proprement dit sont adjoints des organes assimilateurs (f, fig. 9) et des organes de résistance (ar, fig. 9); ce cas, extrêmement rare, est signalé seulement chez quelques autres espèces (*Georgia*, *Tetradontium*, *Diphyscium*). Quant à la lame protonémique d'*Oedipodium*, il semble qu'elle doive être interprétée comme une forme protonémique accomplissant directement et avec une intensité particulière des fonctions assimilitrices¹⁾.

Si l'on tente une comparaison entre les variations de forme du protonéma chez les Hépatiques et chez les Mousses, on ne trouve de ressemblances que sur des points secondaires: la symétrie d'abord radiale fait place à une symétrie bifaciale; les cellules marginales sont capables de donner, dans les deux cas, des protonemas de second ordre (*Schistostega*, *Sphagnum*, *Marchantiales*); on trouve parfois, chez les Mousses comme chez les Hépatiques, une initiale provisoire à deux faces (fig. 10a). Mais il reste une différence essentielle: chez les Hépatiques, il existe un point végétatif passant insensiblement à la plante adulte; chez les Mousses, la tige feuillée se forme aux dépens d'une cellule marginale (fig. 10b). De plus, on ne connaît, chez les Hépatiques, aucune formation pouvant être homologuée aux arbuscules ou aux feuilles protonémiques des Mousses.

¹⁾ Voir à ce sujet K. GOEBEL, Organographie, II. Teil; p. 923—924, 1930.



- Fig. 11 *Protocephalozia ephemeroides*. — 11a. Aspect de la plante mâle. — 11b. Une feuille périgoniale, avec l'anthéridie (d'après SPRUCE).
- 12 *Metzgeriopsis pusilla*. Aspect de la plante mâle (d'après GOEBEL).
- 13 Quelques aspects de la plante mâle de *Buxbaumia*. — 13a. Rameau protonémique, dans lequel la dernière cellule s'est différenciée en cellule-mère de l'anthéridie (i), et en cellule-mère de la lame protectrice (c). — 13b. Aspect d'une anthéridie protégée par la lame protonémique. — 13c. Coupe longitudinale médiane montrant l'anthéridie en place sous la lame protonémique (d'après GOEBEL).

§ 7. Les Protonemas perennants. Aux nombreux exemples de protonemas à forme filamenteuse réduite, on peut opposer quelques cas où cette forme occupe la plus grande partie de la vie du végétal; le filament protonémique accomplit alors les fonctions essentielles de la vie du gamétophyte (fixation au support, assimilation). Parfois, le protonéma possède des filaments différenciés à cet effet et morphologiquement dissemblables (*Ephemeropsis*). Mais, en général, il est formé de filaments simples ayant conservé la forme typique des protonemas des Mousses (*Ephemerum*) ou d'Hépatiques (*Protocephalozia*, *Metzgeriopsis*). Dans tous les cas, la forme feuillée apparaît avec les organes sexués et les feuilles sont nettement reconnaissables. Dans un cas cependant (*Buxbaumia*), les feuilles périconiales manquent; l'organe mâle est protégé par une écaille proliférée par le protonéma.

1. *Ephemeropsis tibiodensis* Goebel. Chez cette Mousse, la spore germe en un protonéma primaire, sans caractères spéciaux, qui se transforme rapidement en un protonéma secondaire définitif (Dauerproto-nema). Dans ce protonéma secondaire intervient la différenciation: il se forme un axe principal et des axes secondaires rampants; ceux-ci portent, sur les côtés, des filaments généralement courts, très ramifiés, jouant le rôle de fixateurs et capables, dans certains cas, de poursuivre leur croissance en donnant de nouveaux axes secondaires. Sur la face dorsale se trouvent des filaments dressés, à croissance linéaire qui paraissent jouer un rôle assimilateur et n'être pas sans analogie avec les filaments protonémiques dressés signalés par SERVETTAZ¹⁾ chez plusieurs espèces de Mousses (*Orthotrichum obtusifolium*, *Pogonatum nanum*, *Phascum cuspidatum*). Il existe également une multiplication végétative par propagules.

Les pousses feuillées apparaissent seulement avec les organes sexués; les rameaux également rudimentaires et terminés par un assez grand nombre d'archégones. La plante est monoïque.

2. *Ephemerum* Hampe. Ce genre ne comprend pas moins de 32 espèces, en majeure partie américaines, mais connues également en Europe et même en Afrique. Ces petites plantes possèdent un protonéma richement ramifié, pérennant, dont tous les filaments sont par-

¹⁾ C. SERVETTAZ, p. 146, 1913. „Le rôle biologique du protonema dressé paraît être semblable à celui de la feuille dans la plante adulte (transpiration, respiration, assimilation . . .)“.

faïtement semblables. La plante feuillée est réduite au bourgeon de feuilles protégeant les organes sexués.

3. *Protocephalozia ephemeroidea* (Spr.) Schiffner. Il en est de même chez une petite Hépatique sud-américaine, *Protocephalozia ephemeroidea*. Le protonéma pérennant possède tous les caractères des filaments protonémiques filamenteux, du type courant chez les Jungermaniales. La plante est dioïque; les tiges feuillées apparaissent avec les organes sexués; les feuilles des rameaux mâles montrent la différenciation habituelle des feuilles périgoniales des Jungermaniales (*a* et *b*, fig. 11); les rameaux femelles sont également réduits à un groupe de feuilles périchétiales.

4. *Metzgeriopsis pusilla* Goebel. Le cas de cette Hépatique est peu différent. C'est une Lejeuneacée; au lieu d'être filamenteux, le protonéma est donc formé par une lame aplatie, ramifiée, à croissance terminale, fixée au sol par des rhizoïdes. Comme dans les cas précédents, ce protonéma est devenu perennant, en sorte qu'on croirait à première vue, être en présence d'une Metzgériale (fig. 12).

Comme chez *Ephemeropsis*, il existe une multiplication végétative à l'aide de propagules. Les organes sexués sont portés à l'extrémité de rameaux très courts, à croissance limitée, apparaissant à l'extrémité des ramifications.

5. *Buxbaumia Haller*. Ce genre compte 5 à 6 espèces, rares sur les deux continents. Par beaucoup de points, ce sont sans doute les Mousses les plus simples connues. Non seulement le filament protonémique constitue l'appareil végétatif tout entier mais il n'existe pas de plante feuillée mâle; sur un rameau court à une seule file de cellules apparaît une anthéridie unique (dont le développement diffère sensiblement de celui des anthéridies ordinaires des Mousses); elle est protégée par une lame proliférée par la cellule du protonémique immédiatement voisine de sa cellule-mère; cette lame diffère d'ailleurs des feuilles à la fois par cette origine, par son mode de développement, par les rhizoïdes qu'elle porte parfois et même par l'absence de chlorophylle (fig. 13, *a*, *b*, *c*).

La plante femelle, par contre, porte un petit bourgeon pourvu d'une initiale terminale qui donne naissance à une plante feuillée rudimentaire, portant en général un archégone unique (plusieurs chez *B. aphylla* L.).

Ces formes simples de Mousses et d'Hépatiques posent un problème phylogénétique d'un grand intérêt; représentent-elles des espèces rudi-

mentaires ou des espèces réduites? Le cas de *Metzgeriopsis* a été étudié récemment par MAX FLEISCHER (1929); on se trouve, d'après cet auteur, en présence d'une forme réduite, acquise à la suite d'une existence épiphyte.

Les autres cas paraissent plus simples. Il n'est pas douteux, d'abord, que certaines conditions externes peuvent amener une prolongation de la phase protonémique. Chez les Mousses, les filaments protonémiques de *Philonotis fontana* produisent, quand on les immerge, des coussinets volumineux ne portant aucun bourgeon; chez les Hépatiques, les protonemas de *Chiloscyphus polyanthus*, immergés dans la solution nutritive, s'allongent et se ramifient démesurément, sans que la taille des cellules soit modifiée. Si l'on rapproche de ces observations le fait que la plupart des espèces mentionnées dans ce paragraphe sont adaptées à une vie épiphyte, on conçoit que les protonemas pérennans puissent être interprétés simplement comme des cas de persistance définitive d'une phase habituellement provisoire dans la vie de la plante. Cela ressort aussi bien de la comparaison entre *Metzgeriopsis pusilla* (fig. 12) et un *Lejeunea* ordinaire que de la comparaison entre *Protocephalozia ephemeroidea* et un autre *Cephalozia*.

La longue durée de ces protonemas pérennans explique l'apparition des propagules différenciés (*Ephemeropsis*, *Metzgeriopsis*).

De plus, par une sorte de balancement organique, la prolongation de la phase protonémique a entraîné naturellement un raccourcissement du reste de la vie du végétal. La plante feuillée a perdu graduellement son rôle assimilateur pour ne conserver que le rôle de protection qu'elle assume à l'égard des organes sexués; ainsi s'expliqueraient *Ephemerum*, *Protocephalozia* et *Metzgeriopsis*.

Enfin, au stade de régression le plus poussé que nous connaissons, non seulement la phase protonémique est prédominante, mais le protonema s'adapte au rôle protecteur des organes sexués; c'est le cas des *Buxbaumia* mâles.

CHAPTER V

ASSOCIATION DES BRYOPHYTES AVEC D'AUTRES ORGANISMES

par

G. NICOLAS (Toulouse)

Dans ce chapitre consacré à l'association que les Mousses et les Hépatiques peuvent contracter avec d'autres organismes, j'étudierai successivement l'historique et la bibliographie, la morphologie de l'association, la nature de l'organisme vivant en commun avec le bryophyte et l'association elle-même.

§ 1. Historique et bibliographie ¹⁾. Les premières notions relatives à l'existence des champignons chez les Hépatiques remontent à 1843, époque où GOTTSCHE a noté la présence, dans *Preissia*, d'éléments spiralés dont la nature fut reconnue seulement en 1854 par SCHACHT et, en 1858, par GOTTSCHE lui-même. Un mycélium est découvert par LEITGEB (1874-1881) dans le sporogone de *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, par KNY et BÖTTGER (1879) dans les rhizoïdes de *Marchantia* et de *Lunularia*, par SCHACHT (1854), puis par FRANK (1880) dans *Pellia epiphylla* (L.) Corda, par FISCHER (1892) ²⁾ dans *Riccia fluitans*. ELLIS ³⁾ (1897) décrit un deuxième champignon dans *Pellia epiphylla* (L.) Corda et JANSE (1897) en observe un dans *Zoopsis*, une Jungermanniale de Java. En 1899 et 1901, NEMEC signale du mycélium dans les feuilles de différentes Jungermanniales à l'exception de *Lophocolea*.

¹⁾ Pour les références bibliographiques se reporter à l'ouvrage de M. C. RAYNER — Mycorrhiza, an account of non-pathogenic infection by Fungi in vascular plants and bryophytes. New Phytologist reprint, n° 15, 1927. Pour les auteurs seuls qui n'y figurent pas l'indication bibliographique sera donnée.

²⁾ FISCHER. Dr. Rabenhorst Kryptogamen Flora, I, 4ème partie, 402, 1892.

³⁾ ELLIS. On a Trichoderma parasitic on *Pellia epiphylla*. Journal of the Linnean Society, XXIII, 102, 1897.

bidentata (L.) Dum. et dans les rhizoïdes de *Calypogeia Trichomanes* (L.) Corda, de *Lepidozia reptans* (L.) Dum. et de *Lophozia bicrenata* (Schmid.) Dum. BEAUVERIE (1902) décrit un champignon dans *Fegatella conica* Corda, GOLENKIN (1902) dans *Marchantia palmata*, *M. paleacea* Bertol., *Fegatella conica* Corda, *Preissia commutata* Nees, *Plagiochasma elongatum* et *Targionia hypophylla* L. mais, dans ces deux dernières espèces, le champignon est moins bien caractérisé; CAVERS (1903 et 1904) dans le thalle de *Monoclea Forsteri*, Hépatique de la Nouvelle Zélande, dans *Fegatella conica* Corda, et dans les Jungermanniacées suivantes: *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum., *Scapania nemorosa* (Mich.) Dum., *Diplophyllum albicans* (L.) Dum., *Plagiochila asplenoides* (L.) Dum., *Bazzania (Pleurochisma) trilobata* Lindb., *Porella (Madotheca) platyphylla* Lindb.; GARJEANNE (1903) dans les rhizoïdes de *Calypogeia Trichomanes* (L.) Corda, *Jungermania (Cephalozia) connivens* Dicks, *J. (Cephaloziella) divaricata* Smith, *J. (Lophozia) ventricosa* Dicks, *J. (Lophozia) quinquedentata* Huds.; *Sarcoscyphus (Marsupella) Ehrhartii* Corda, *S. (Marsupella) Funckii* Nees., *Alicularia scalaris* (Schrad.) Corda, *J. (Haplozia) crenulata* Smith, *J. (Tritomaria) exsecta* Schmd.; il indique comme faiblement contaminées les espèces suivantes: *Scapania memorosa* (Mich.) Dum., *Sc. irrigua* (Nees) Dum., *J. (Diplophyllum) albicans* L., *J. (Gymnocolea) inflata* Huds., *Lophocolea bidentata* (L.) Dum., *L. minor* Nees, *Lepidozia reptans* (L.) Dum., et *Pellia epiphylla* (L.) Corda; par contre, un mycélium enlace *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, mais sans pénétrer dans les cellules; il en est de même, mais plus rarement, d'*Aneura multifida* (L.) Dum.; quant aux Hépatiques arboricoles suivantes: *Metzgeria furcata* (L.) Lindb., *Frullania dilatata* (L.) Dum. et *Madotheca platiphylla* (L.) Dum., leurs rhizoïdes sont parfois infectés, notamment ceux de *Metzgeria*. En 1905, GALLAUD étudie l'association de *Pellia epiphylla* (L.) Corda et de son endophyte et mentionne l'existence d'un champignon dans *Lunularia cruciata* (L.) Dum. En 1906, HUMPHREY observe un mycelium dans les rhizoïdes et les tubercules de la tige de *Fossombronia longiseta* Aust.; il eut été intéressant de rechercher s'il y avait une relation entre la formation des tubercules et la présence du champignon, ce que n'a pas fait l'auteur. En 1916, KASHYAP¹⁾ signale un ascomycète sur *Riccia himalayensis* St. DENIS (1919) rapporte un cas très intéressant

¹⁾ KASHYAP. Journal Bombay. Nat. Hist. Soc., XXIV, 349, 1916.

d'association entre un champignon et un *Aneura*. En 1921, HAUPT¹⁾ observe un champignon dans les cellules de la face inférieure du thalle de *Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi récolté à Rome (Indiana); GOLENKIN et NICOLAS n'ont, par contre, jamais observé de mycélium dans cette espèce. MELLE RIDLER (1922, 1923) étudie les endophytes de *Pellia epiphylla* (L.) Corda et de *Lunularia cruciata* (L.) Dum.; NICOLAS²⁾ (1924 — 1929) observe des endophytes dans *Lunularia cruciata* (L.) Dum., *Marchantia polymorpha* L., *Fegatella conica* Corda et *Pellia Fabroniana* Raddi; il note que, contrairement à GOLENKIN et à HAUPT, les thalles de *Targionia hypophylla* L. et *Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi examinés ne contiennent pas de mycélium; il rapporte aussi une observation inédite de CHALAUD relative à l'existence d'un mycélium dans les feuilles et les sporogones de *Fossombronia Wondraczeki* (Corda) Dum.

GRELET³⁾ (1924 — 1925) décrit des Discomycètes sur les Hépatiques à feuilles suivantes: *Jungermania (Blepharostoma) trichophylla* L., *Calypogeia (Gongylanthus) ericetorum* Raddi, *Plagiochila asplenoides* (L.) Dum. et *Cephaloziella byssacea* Warnst. MAGROU (1925) consacre une étude au *Pellia epiphylla* et à son endophyte. CHANDHURI et RAJARAM (1926) signalent la présence constante d'un champignon dans le gamétophyte de *Marchantia nepalensis*, au Lahore. KILLIAN⁴⁾

¹⁾ HAUPT. Gametophyt and sex organs of *Reboulia hemisphaerica*. Bot. Gazette, LXXI, 61—71, 1921.

²⁾ NICOLAS. Remarques biologiques sur *Fegatella conica* (L.) Corda. Bull. Soc. Bot. France, LXII, 29—33, 1925. — Observations sur la biologie de quelques Bryophytes. Revue générale de Botanique, XXXVIII, 43—57, 1926. — Un exemple nouveau et certain de parasitisme chez les Hépatiques (*Marchantia polymorpha* L.) C. R. Ac. Sc. CLXXXII, 82—83, 1926. — Sur un *Pythium* parasite de *Marchantia polymorpha* (L.) Bull. Soc. Mycol. France, XLIII, 119—120, 1927. — Nouvelles observations biologiques sur *Fegatella conica* C. R. Ac. Sc. CLXXXIV, 1014—1015, 1927. — *Humaria Nicolai* R. Maire, nouvelle Pézize vivant parmi les thalles de *Lunularia*. Bull. de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, LXI, 111—112, 1927. Sur un endophyte de *Lunularia cruciata* (L.) Dumortier. C. R. Ac. Sc., CLXXXVIII, 188—189, 1929. — Observations sur un endophyte de *Lunularia cruciata* (L.) Dumortier. Ses relations avec une Pézize, *Humaria Nicolai* R. Maire. Revue Byologique, nouvelle série, II, 35—40, 1929.

³⁾ GRELET. Petite étude sur le genre *Glocopeltiza* et description d'une espèce nouvelle. Bull. Soc. Mycol. France, XI, 224—226, 1924.

— Discomycètes nouveaux (1ère série). Bull. Soc. Mycol. France, XLI, 83—86, 1925.

⁴⁾ KILLIAN. Nouvelles observations sur la symbiose du *Mniaecia Jungermanniae* avec *Alicularia scalaris*. Bull. de l'association Philomathique d'Alsace-Lorraine, VII, fasc. 2, 146—150, 1926.

(1926) étudie l'association entre *Alicularia scalaris* (Schrad.) Corda et une Pézize, et CORNER¹⁾ (1929) le parasite décrit par GRELET sur *Plagiochila asplenoides* (L.) Dum. GAVAUDAN²⁾ (1930) indique un endophyte dans les thalles d'*Anthoceros laevis* (L.), d'*Aneura pinguis* (L.) Dum., d'*A. multifida* (L.) Dum. et dans les anthéridies de *Marchantia polymorpha* L. AURET THEODORA³⁾ (1930) observe de nouveau un endophyte dans les thalles femelles de *Lunularia*.

D'après GARJEANNE les *Jungermanniales* à feuilles vivent presque toujours associées à un mycélium, qui appartient, comme le montrent des cultures pures, au *Mucor rhizophilus*. Cette vie en commun entraîne des modifications dans le champignon (apparition de cloisons dans le mycélium et formation de cellules géantes) et altère le contenu des cellules de l'Hépatique. En admettant même que le *Mucor* soit parasite, bien qu'il n'occasionne pas de grands dégâts à l'Hépatique, celle-ci bénéficie de sa présence, car ses rhizoïdes remplis de mycélium absorbent, de ce fait, beaucoup plus d'eau.

Pour les Mousses, en 1888, NAWASCHIN⁴⁾ décrit *Helotium Schimperi* Naw. sur *Sphagnum squarrosum* Pers. et, en 1892, il reconnaît que les microspores observées par SCHIMPER (1858) et WARNSTORFF (1886) dans les capsules de *Sphagnum* sont tout simplement des chlamydospores de *Tilletia Sphagni* Naw. COOKE (1889) et BRITTON (1911) signalent la présence d'un champignon dans les espèces suivantes: *Ulota phyllantha* Brid., *Grimmia ovata* Web. et Mohr, *G. Doniana* Smith, *Encalypta rhabdocarpa* Schwägr, *Bartramia pomiformis* (L.) Hedw., *B. potosica* Mont. PEKLO (1903) décrit un endophyte de la capsule de *Buxbaumia aphylla* L. et GYÖRFFY (1911) note *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link sur la capsule de *Buxbaumia viridis* Brid. En 1916, DUNHAM observe des spores de *Pestalozia* dans la capsule de *Funaria hygrometrica* var. *patula* Br. et Sch. FITZPATRICK⁵⁾

¹⁾ CORNER. A Humariaceous Fungus parasitic on a Liverwort. Annals of Botany, XLIII, 491—505, 1929.

²⁾ GAVAUDAN. Recherches sur la cellule des Hépatiques. Le Botaniste, série XXII, 1930.

³⁾ AURET THEODORA. Observations on the reproduction and fungal endophytism of *Lunularia cruciata* (L.) Dum. Transact. Brit. Mycolog. Soc. Cambridge, XV, 163—176, 1930.

⁴⁾ NAWASCHIN. Über das auf *Sphagnum squarrosum* Pers. parasitirende *Helotium Hedwigiae*, XXVII, 306—310, 1888.

⁵⁾ FITZPATRICK. The life-history and parasitism of *Eocranartium muscicola*, Phytopathology, VIII, 1918.

(1918) publie une longue liste de Mousses parasitées par *Eocronartium muscicola* (Fries) Fitzpatrick.

D'après les renseignements fournis par M. DONK, de nombreux Basidiomycètes contractent une association obligatoire avec des Bryophytes; quelques unes des espèces signalées ci-dessous s'échappent des mousses et se rencontrent sur un autre substratum. Parmi les Agaricacées on peut citer: *Pleurotus (Calathinus) hypnophilus* Berk. sur *Catharinaea undulata* Roehl et *Homalothecium sericeum* (L.) Br. Eur., *Dictyolus (Pleurotus ?) glaucus* (Batsch ex Fr.) Quél. sur *Barbula*, *Rhacomitrium*, etc. On peut encore mentionner *Dictyolus (Cantharellus) muscigena* (Bull. ex Fr.) Quél. qui, dans les dunes hollandaises, croît surtout sur *Tortula ruraliformis* Dix., mais qui a été rencontré également sur d'autres espèces; *Dictyolus retirugus* (Bull. ex Fr.) Quél., trouvé, par exemple, sur *Mnium hornum* (L) et *Polytrichum*; *Dictyolus lobatus* (Pers. ex Fr.) Quél. etc.

Parmi les espèces du genre *Cyphella*, *C. muscigena* (Pers.) Fr. a été observée sur *Thuidium*, *Webera*, *Catharinaea*, *Polytrichum* et quelques autres plantes¹⁾; *Phaeocyphella galeata* (Schum. ex Fr.) Bourd. et Galz. se rencontre également sur quelques mousses.

Parmi les *Corticium*, il faut citer: *C. hecistosporum* Bourd. et Galz., qui „ressemble à des gouttes de lait de chaux qui seraient tombées sur des touffes de mousses” et qui a été rencontré sur *Polytrichum* (Bourd. et Galz., Hyménom. de Fr., p. 195, 1927); *C. leucobryophilum* (Henng.) Bourd. et Galz. signalé au Jardin Botanique de Berlin sur *Leucobryum*; *C. hypnophilum* Karst., qui affectionne les mousses comme substratum.

ADE a décrit un *Hypochnus* croissant sur une *Jungermanniale*.

Les rapports exacts du champignon et de son hôte n'ont presque jamais fait l'objet de recherches spéciales. Cependant, nos renseignements sont plus précis au sujet des espèces d'une Auriculariacée du genre *Iola*. La première, *I. Hookerianum* Moell. a été découverte au Brésil sur *Hookeria albata* C.M. et sur *Hookeria jungermanniopsis*. Les fructifications de ce *Iola* sont assez irrégulières: „le mycélium du champignon traverse la coiffe de la capsule, forme entre ces deux organes un épais stroma et pénètre ensuite à l'intérieur (de la capsule), où il se ramifie abondamment”. (MOELLER, in SCHIMPER Bot. Mitt.

¹⁾ R. LATHAM. Musci hosts of *Cyphella muscigena*; Bryologist, p. 7, 1920.
Manual of Bryology

aus den Tropen, III, Heft 8, Protobasidiomyceten, p. 22—29, 1895). Un peu plus tard, PATOUILlard (Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg, suppl. I, p. 119, 1897) a décrit sous le nom de *I. javanensis* Pat. une nouvelle espèce récoltée à Java sur *Sematophyllum* et *Ectropothecium*; le cycle de ce champignon a été décrit en détail par GÄUMANN (Ann. Mycol., t. 20, p. 272, 1922). Les petites fructifications gélatineuses se forment ici également sur la capsule, rarement sur le pédicelle et jamais sur le gamétophyte. Il faudrait enfin signaler une espèce très proche, *I. mahensis* Pat., des Seychelles, rencontrée sur *Sematophyllum mahense* Besch.

Il n'est pas douteux que de nombreux *Basidiomycètes*, en particulier des *Agaricacées*, ne vivent également associés aux Mousses; nous n'avons cependant aucun renseignement positif à ce sujet.

Parmi les Bryophytes ce sont surtout les Hépatiques qui peuvent être associées à des Nostoccacées. La présence de Nostocs endophytes est connue depuis longtemps chez *Blasia* et chez les Anthocerotacées où elle semble générale PEIRCE¹⁾, 1906, NICOLAS, 1924, observations inédites, MOLISCH²⁾, 1925 et GARJEANNE³⁾, 1930. Dans les autres Hépatiques elles ont été signalées chez *Riccia* par REINSCHE⁴⁾, 1877, par MATTIROLO⁵⁾, 1888, chez *Grimaldia dichotoma* Raddi, *Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi, *Preissia commutata* Nees et *Targionia hypophylla* (L.) et par MOLISCH chez *Cavicularia densa* St. NICOLAS, en 1926, note leur présence à l'extérieur des thalles de *Targionia* et, en 1927, dans les chambres à air de *Marchantia polymorpha* (L.); il ne les a pas observées, par contre, contrairement à MATTIROLO, dans *Reboulia*.

L'association endophytique des Mousses avec des Nostoccacées paraît rare; la Schizophycée semble plutôt vivre à la surface de la Mousse: *Bryum caespiticium* Brid et forme voisine d'un *Phormium*.

¹⁾ PEIRCE. Anthoceros and its *Nostoc* Colonies. Botanical Gazette, XLII, 55—59, 1906.

²⁾ MOLISCH. Über die Symbioze der beiden Lebermoose *Blasia* und *Cavicularia* mit *Nostoc*. Science Reports Tohoku Imp. Univ. Biol., ser. IV, I, 1925.

³⁾ GARJEANNE. Das zusammenleben von *Blasia* mit *Nostoc*. Ann. Bryol., III, 97—109, 1930.

⁴⁾ REINSCHE. Contributions ad floram Algarum aquae dulcis Promontorii Bonae Spei, Journ. Linn. Soc. Botany, XVI, 232—248, 1877.

⁵⁾ MATTIROLO. Sopra alcuni movimenti igroscopici nelle Epatiche Marchantiae, Atti d. R. Accad. d. Sci. Torino, XXIII, 1888.

Il existe, d'ailleurs, beaucoup d'autres microorganismes endophytes et épiphytes en relation avec les Mousses et les Hépatiques. La plupart n'ont sans doute pas grand intérêt, si on les considère du point de vue bryologique; je voudrais cependant signaler, pour en donner un aperçu, les recherches récentes de PASCHER¹⁾ au sujet de *Myxochloris sphagnicola*. Les plasmodes de cette espèce vivent dans les cellules aquifères des sphaignes qu'ils remplissent d'une manière plus ou moins complète. D'après l'auteur, ces plasmodes peuvent s'enkyster et les kystes donnent naissance à des zoospores, à des amibes ou à de petits plasmodes. On a observé également de petites spores à double paroi, prenant naissance dans les zoospores, endogènes, ou se formant à leur place. L'organisme appartient aux Hétérocontées; son appareil végétatif et son cycle évolutif présentent des caractères de convergence frappants avec les formes plasmodiales d'une Rhizocrinidinée, *Myxochrisis*. Quelques uns des stades peuvent être facilement confondus avec les stades analogues de *Chlamydomomyxa*.

§ 2. Etude morphologique de l'association. Le cas le mieux connu est celui des Hépatiques à thalle. Je prendrai comme exemple *Pellia epiphylla* (L.) Corda bien étudié par GALLAUD, MELLE RIDLER et MAGROU. Le champignon, un saprophyte du sol, pénètre par les rhizoïdes, notamment les rhizoïdes lisses qui contiennent parfois plusieurs filaments mycéliens; il y progresse et arrive jusqu'aux cellules de la face inférieure de la nervure dans lesquelles il entre pour envahir ensuite les cellules voisines en plus où moins grand nombre suivant l'âge du thalle. Dans les thalles jeunes nouvellement infectés, le champignon ne se trouve que dans les rhizoïdes et l'épiderme inférieur; dans les thalles un peu plus âgés, il gagne les deux ou trois assises adjacentes à l'épiderme inférieur et, dans les thalles plus âgés encore, toute la nervure est envahie sauf les deux ou trois assises supérieures, vertes, y compris l'épiderme qui reste toujours indemne. Le passage de cellule à cellule se fait mécaniquement, par perforation de la membrane avec étranglement du mycélium à ce niveau.

Le mycélium est intracellulaire, à membrane mince, parfois épaisse, continu ou avec quelques rares cloisons disposées irrégulièrement; son calibre est irrégulier et mesure 4 à 5 et même 7 μ de largeur; son

¹⁾ PASCHER. Über einen grünen, assimilationsfähigen plasmodialen Organismus in den Blättern von Sphagnum (Arch. f. Protistenkunde, t. 72, p. 311—356, 1930).

protoplasme réticulé contient de nombreux petits noyaux. Il forme dans les cellules des pelotons lâches et se ramifie en un grand nombre de très petites ramifications enchevêtrées les unes dans les autres, constituant des sortes de buissons qui remplissent les cellules; ce sont des arbuscules (fig. 2). Ces arbuscules font place rapidement à des amas floconneux, plus ou moins volumineux, mal délimités, les sporangioles (fig. 3), que l'on considère comme des produits de dégénérescence des arbuscules et qui sont insolubles dans l'eau, l'alcool, le benzol, le chloroforme, les acides ordinaires à froid et même à chaud. En présence d'iode, mycélium, arbuscules et sporangioles se colorent en jaune et prennent avec le chloro-iodure de zinc une couleur brun rougeâtre. Les arbuscules sont incapables de passer de cellule à cellule; ce sont des terminaisons du mycélium qui arrêtent sa croissance et qui fonctionnent comme des organes d'échanges, de véritables sucs nourriciers pour le champignon.

Le mycélium produit, en outre, soit sur tout son parcours, soit à son extrémité, des renflements à membrane double, à protoplasme réticulé contenant de nombreux noyaux; ce sont les vésicules (fig. 1). On observe quelquefois dans la même cellule deux vésicules étroitement accolées et paraissant communiquer l'une avec l'autre de façon à permettre à l'une d'elles de déverser son contenu dans l'autre. MAGROU, ayant observé une fois qu'une vésicule à parois épaisses englobait des cellules arrondies ayant chacune un noyau, signale l'analogie qu'il y aurait entre ces organes et les sporanges (sporocystes) remplis de spores que PEYRONEL a décrits dans les racines mortes de Graminées envahies par ces champignons; différents auteurs avaient déjà, antérieurement, assimilé les vésicules des Cryptogames vasculaires à des organes reproducteurs (oogones, chlamydospores et sporanges); d'autres les regardent comme des organes de réserve.

La morphologie de l'endophyte étant connue, quelles actions exerce-t-il sur son hôte? Un caractère frappant, qui paraît général et peut permettre à lui seul, sans autre examen, de diagnostiquer la présence d'un champignon dans un thalle est la coloration rouge-violacée des membranes des cellules contenant l'endophyte. Cette pigmentation, bien qu'elle se produise dans d'autres conditions, en l'absence de tout champignon, semble toujours corrélative de la présence d'un mycélium. Les cellules infectées ne contiennent plus d'amidon; leurs chloroplastes, manifestant tout d'abord une affinité

spéciale pour les colorants, quittent la périphérie des cellules où ils se trouvent de préférence pour se grouper autour du mycélium, se déforment et se résorbent en fines granulations; ils subissent, en un mot, une véritable digestion par le mycélium. Le noyau des cellules de l'hépatique n'est modifié, ni dans sa forme ni dans ses dimensions, mais simplement relativement à sa position qui, de périphérique dans les cellules saines, devient centrale, au voisinage des arbuscules et des sporangioles, dans les cellules infectées.

Le plus souvent, l'endophyte respecte le tissu chlorophyllien et l'épiderme supérieur; quelquefois, ce dernier seul reste indemne. La présence d'un mycélium autour des anthéridies, des archégones et sa pénétration dans le sporogone (MELLE RIDLER) semblent être l'exception. Car, si l'hépatique limite la croissance, la progression du mycélium par la formation d'arbuscules et de sporangioles, et la digestion de ces dernières par une sorte de phagocytose, il semble bien aussi qu'elle lui interdise l'approche des archégones ou du jeune sporogone, interdiction qui a son siège dans ces organes eux-mêmes, car elle disparaît si les archégones ne sont pas fécondés ou après la déhiscence du sporogone. On ne peut qu'être frappé entre l'analogie qui existe entre cette action inhibitrice, à distance, et celle qu'exercent les tubercules des Ophrydées vis à vis de l'endophyte des racines; de même que ces tubercules sécrètent une substance fungicide, qui diffuse dans les racines, de même aussi les archégones ou les jeunes sporogones produisent-ils une matière qui se répand dans les cellules sous-jacentes et s'oppose à la marche du mycélium. Il ne s'agit là, bien entendu, que d'hypothèses, que seules des cultures pures de l'endophyte pourraient contribuer à vérifier. Il semble bien, cependant, que l'hépatique cherche à limiter l'extension du mycélium par les moyens qui viennent d'être indiqués plutôt que par l'action de s p h a g n o l, substance antiseptique découverte par CZAPEK (1889) dans la membrane des cellules du thalle de *Fegatella*, *Marchantia*, *Lunularia* et à laquelle il a attribué un rôle, ainsi que CAVERS, dans la lutte contre le développement du Champignon; le s p h a g n o l serait pour les deux auteurs une sorte de régulateur de l'action du champignon.

La résistance du sporophyte de *Pellia*, si elle est générale, n'est pas cependant absolue, car MELLE RIDLER a observé tous les degrés dans l'infection du sporogone.

Ce qui vient d'être dit sur *Pellia* et son endophyte s'applique, en général, à toutes les Hépatiques à thalle (*Fegatella*, *Lunularia*, *Marchantia*). L'endophyte pénètre toujours par les rhizoïdes lisses, les rhizoïdes à trabécules (Zäpfchenrhizoïden) par leur constitution interne rendant difficile la progression du mycélium. Dans *Fegatella*, il occupe la nervure et quelquefois les parties latérales voisines; il respecte, en général, le tissu chlorophyllien et les chambres à air qu'il n'envahit qu'exceptionnellement (CAVERS, p. 96). BEAUVERIE signale la présence, dans les rhizoïdes, de masses sphériques, plus petites que les vésicules, terminales ou intercalaires et, dans ce cas, en chapelets, qu'il considère comme des chlamydospores analogues à celles qui sont connues chez les endophytes des Phanérogames. Les sporogones de *Fegatella* peuvent être envahis par l'endophyte comme ceux de *Pellia*. NICOLAS (1927), cherchant à expliquer l'irrégularité de la germination des spores de *Fegatella*, a observé qu'elles étaient plus ou moins infectées par un mycélium identique à celui du thalle, qui passe directement de celui-ci dans le pied du sporogone; suivant l'époque où la spore est attaquée, elle est plus ou moins stérilisée, ne germe pas ou germe mal.

Dans *Lunularia*, le champignon occupe une bande de 2 à 6 assises de cellules occupant toute la largeur de la nervure et parallèle à l'épiderme inférieur dont elle est séparée par quelques couches indemnes, riches en amidon. Dans de rares thalles, l'endophyte est localisé dans des cellules isolées, réparties dans tout le thalle (NICOLAS). Dans les thalles femelles, dans l'Afrique du Sud, le tissu assimilateur est envahi (AURET THEODORA); les propagules sont toujours indemnes. Contrairement aux observations de MELLE RIDLER dans *Pellia*, les noyaux des cellules infectées, dans *Lunularia*, sont légèrement plus larges que ceux des cellules saines (3,5 — 8 pour 3,5 — 6,5 μ ; moyenne = 6,3 et 4,6 μ); en outre, ils sont légèrement déformés.

Dans *Marchantia polymorpha* L., comme, d'ailleurs, dans toutes les Hépatiques qui contiennent des corps oleiformes, ceux-ci, non seulement ne servent pas de protection contre le champignon comme le veulent certains auteurs, mais sont utilisés par celui-ci comme aliment. Dans les chapeaux mâles, GAVAUDAN signale, sans avoir pu observer comment il y pénètre, la présence d'un champignon qui peut agir de trois façons sur les anthéridies: directement, en y pénétrant et en les détruisant ou à distance, par les substances qu'il peut

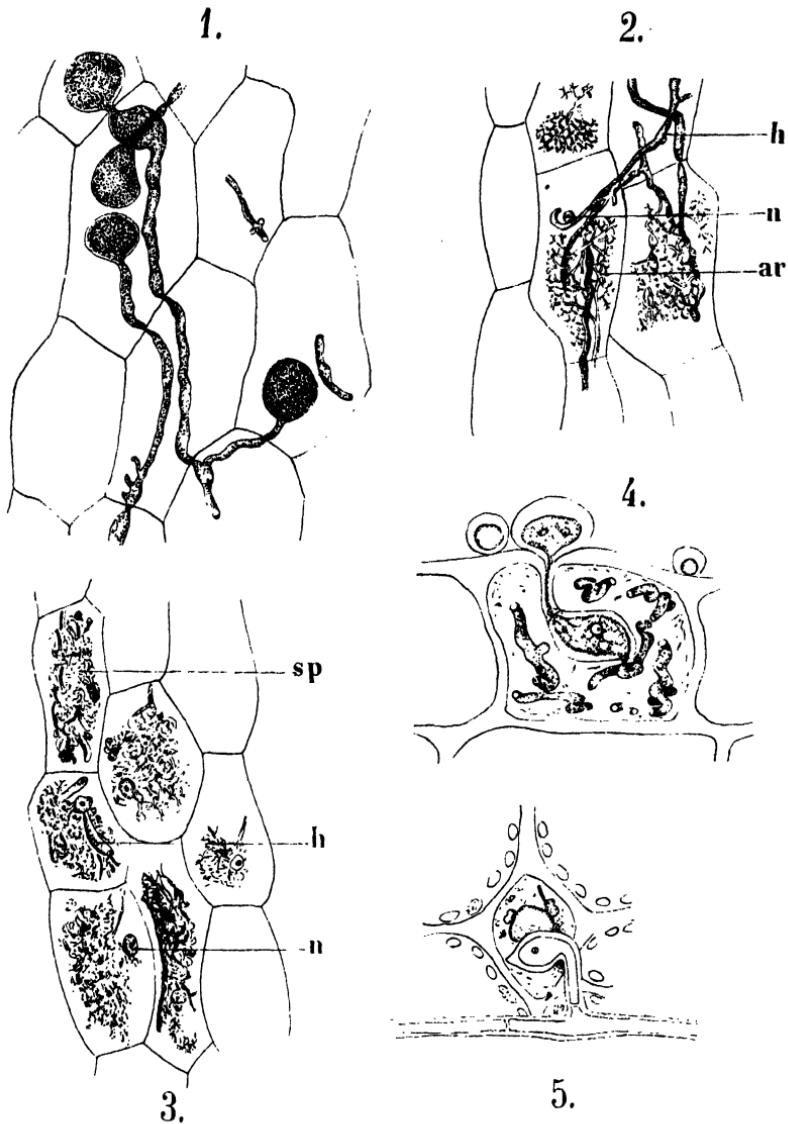


Fig. 1. Cellules de *Pellia epiphylla* avec hyphes et vésicules. $\times 290$ (d'après RIDLER). — Fig. 2. Cellules de *Pellia epiphylla* avec arbuscules. $\times 290$ (d'après RIDLER): h, hyphe; n, noyau; ar, arbuscules. — Fig. 3. Cellules de *Lunularia* avec sporangioles. $\times 435$ (d'après RIDLER); sp, sporangiole; h, hyphe; n, noyau. — Fig. 4. Celleles de *Plagiochila* avec appressorium et sucoir. $\times 1.080$ (d'après CORNER). — Fig. 5. Cellules de *Plagiochila* avec appressorium. $\times 540$ (d'après CORNER).

secréter, et indirectement, en arrêtant pour son propre compte les substances destinées aux anthéridies. Les modifications que le champignon fait subir aux anthéridies dépendent du moment où il infecte le chapeau; ce sont: l'augmentation de volume et la vacuolisation des cellules spermatogènes, la dégénérescence du noyau, l'abaissement du rapport nucléoplasmique, la réduction de taille des spermatozoïdes, la cytolysé et la mort des cellules sexuelles.

DENIS (1919) signale l'existence d'un endophyte dans des thalles d'*Aneura* sp. très charnus, complètement dépourvus de chlorophylle, et, la plupart du temps, stériles; le champignon forme des pelotons dans les cellules de la partie inférieure du thalle, tandis que les *Aneura* normaux, verts (*Aneura pinguis* (L.) Dum.) sont bien moins infectés et ne contiennent guère l'endophyte que dans l'assise inférieure. Il semble que l'absence de chlorophylle coïncide avec le développement intense du champignon.

ELLIS (1897) a étudié dans *Pellia epiphylla* un champignon bien différent des précédents, qui recouvre les thalles d'un mycélium arachniforme produisant des conidies arrondies. Le même mycélium existe dans les cellules de la face supérieure du thalle, dans lesquelles il pénètre directement sans emprunter la voie des rhizoides; sous l'influence du champignon les membranes cellulaires brûnissent, le protoplasme se contracte et les chloroplastes décolorés se rassemblent en paquets.

Le cas des Hépatiques à feuilles est moins compliqué et moins intéressant, au point de vue biologique, que celui des Hépatiques à thalle. L'exemple d'*Alicularia scalaris* (Schrad.) Corda, bien étudié par KILLIAN, le montre bien et peut s'appliquer à toutes les Jungermanniales. Le champignon pénètre dans les rhizoides, puis, de là, dans les cellules périphériques de la tige, où il se développe en hyphes brunes qui remplissent finalement les cellules voisines des rhizoides, respectant les cellules profondes et le sommet de la tige; pas de formation d'arbuscules, de sporangioles et de vésicules; pas de mycorhizes véritables. Le mycélium peut sortir des rhizoides et recouvrir l'hépatique, notamment les surfaces comprises entre la tige et les feuilles où il constitue une sorte de stroma. Quelquefois, ce mycélium externe pénètre dans les feuilles, mais il y reste toujours localisé dans les cellules voisines du point de pénétration, qui correspondrait, d'ailleurs, à des cellules mortes. Le stroma externe fructifie.

Dans *Plagiochila asplenoides* (L.) Dum., le mycélium vit à la surface des feuilles; il est formé d'hypses incolores, à parois épaisses, dont les longues cellules, à appressorium ovoïde, cuspidé, envoient dans les cellules de la feuille des sucoirs (fig. 4 et 5) constitués par un filament se recourbant à angle droit pour donner un renflement contenant 1 à 3 noyaux et se terminant par 1 ou 2 filaments qui s'enroulent dans la cellule hôte.

Le cas des Mousses ressemble beaucoup à celui des Hépatiques à feuilles. Ainsi, dans *Sphagnum squarrosum* Pers., NAWASCHIN a montré que les prétendues paraphyses de SCHIMPER étaient tout simplement un mycélium de champignon en relation avec les petits poils en massue qui se trouvent à l'aisselle des feuilles des fleurs femelles. Ce mycélium émet de nombreux filaments qui peuvent recouvrir la plante à la façon d'une toile d'araignée et qui produisent des périthèces au voisinage des archégones.

Les Nostoccacées sont quelquefois extérieures à l'hépatique qui leur sert simplement de support; c'est le cas des *Nostocs* que CAVERS a observés chez *Fegatella* dans l'angle que font les écailles ventrales avec le thalle et entre les rhizoïdes et de ceux que NICOLAS a vus formant deux à quatre sacs arrondis à la base de l'involure de la capsule de *Lophozia excisa* (observation inédite, 1925) et sur la face inférieure des thalles de *Targionia* (1926). La plupart du temps, les Nostoccacées vivent dans l'intérieur des cellules du thalle; ainsi, dans *Fegatella conica* Corda, se sont les cellules du tissu compact, situées sous les chambres à air, qui les hébergent. L'association des Bryophytes avec des Nostoccacées est plus fréquente chez les Hépatiques, notamment les Hépatiques à thalle, que chez les Mousses et semble générale chez les Anthocerotacées.

§ 3. Nature des organismes associés aux Bryophytes. En ce qui concerne les champignons deux cas sont à envisager, celui des Hépatiques à feuilles et des Mousses où l'association n'est pas très intime et celui des Hépatiques à thalle qui relève des mycorhizes.

L'identification des champignons du 1er groupe est relativement facile, car ceux-ci fructifient ordinairement à l'extérieur de leur hôte. Chez les Mousses on a observé: des Discomycètes, *Helotium Schimperi* Nawaschin sur *Sphagnum squarrosum* Pers. (NAWASCHIN); des Basidiomycètes: *Eocronartium muscicola* (Fries) Fitzpatrick (= *Eocronartium*

typhuloides Atk.) sur des Mousses appartenant aux genres: *Climacium*, *Anomodon*, *Leskeia*, *Thuidium*, *Amblystegium*, *Brachythecium*, *Entodon*, *Hypnum*, *Plagiothecium* et *Pleurotus*, *Dictyolus*, *Corticium*, *Iola*, *Cyphella* sur des Mousses très variées; une Ustilaginale, *Tilletia Sphagni* Naw., dans les capsules de *Sphagnum* (NAWASCHIN); des Deutéromycètes: *Cladosporium epibryum* Cook et Mass. dans les espèces indiquées dans l'historique (COOKE et BRITTON), *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link. dans les capsules de *Buxbaumia viridis* (Brid.) (GYÖRFFY), un *Pestalozzia* dans les capsules de *Funaria hygrometrica* var. *patula* Br. et Sch. (DUNHAM).

Chez les *Jungermanniales* à feuilles on connaît surtout des Discosmycètes: *Mniaecia Jungermanniae* Boudier (*Mollisia Jungermanniae* Nees) sur *Calypogeia Trichomanes* (L.) Corda (NEMEC) et *Alicularia scalaris* (Schrad.) Corda (KILLIAN), *Gloeopeziza Rehmii* Zukal sur *Jung. trichophylla* (L.) et *Gl. Crozalsi* Grelet sur *Calypogeia ericetorum* Raddi (GRELET, 1924), *Neottiella Crozalsiana* Grelet sur *Plagiochila asplenoides* (L.) Dum. (GRELET, 1925 et CORNER, 1928) et *Trichopeziza hepaticola* Grelet et de Crozals sur *Cephaloziella byssacea* Warnst. (GRELET, 1925); un *Mucor* est fréquent chez les *Jungermanniales*.

Le cas des Hépatiques à thalle est bien différent des précédents, car le champignon se comporte la plupart du temps ici comme dans les mycorhizes des phanérogames dont la stérilité est générale. Les quelques exemples d'identification du champignon sont très rares et douteux, car les fructifications observées peuvent ne pas appartenir à l'endophyte. Sont signalés dans quelques *Riccia* les champignons suivants: une Sphériacée, *Arcangelia hepaticarum* Sacc. sur *Riccia tumida* Lindb. (SACCARDO); *Pythium Cystosiphon* (Roze et Cornu) Lindstedt sur *Riccia fluitans* L. (FISCHER), un Ascomycète produisant des ascospores bicellulaires, sans autre précision, sur *Riccia himalayensis* St. (KASHYAP).

Dans *Fegatella conica* Corda, BEAUVERIE a observé un mycélium cloisonné qui produit parfois, dans l'intérieur même des rhizoïdes, des conidies de *Fusarium*; mais il n'est pas du tout certain qu'elles appartiennent à l'endophyte; elles peuvent être tout simplement produites par un des multiples saprophytes du sol ayant pénétré dans les rhizoïdes. Dans la même Hépatique, BOLLETER et NICOLAS ont noté un mycélium siphonné, qu'il a été impossible d'identifier malgré des cultures pures obtenues par NICOLAS, mais restées stériles.

Dans *Marchantia polymorpha* L., NICOLAS a décrit, dans les cellules du thalle situées directement sous le tissu chlorophyllien, un *Pythium* qui diffère de *P. de Baryanum* Hesse par ses sporocystes disposés en chapelets et par les plus petites dimensions de ses oeufs (12 — 13 μ au lieu de 21 — 24 μ .); ce champignon, s'il ne constitue pas une espèce nouvelle, pourrait être tout au moins considéré comme une race de *P. de Baryanum* spéciale au *Marchantia*.

L'endophyte de *M. nepalensis* n'a pu être identifié par CHANDURI et RAJARAM, toujours pour la même raison, la stérilité des cultures pures.

MELLE RIDLER a obtenu, en partant de fragments de thalle de *Lunularia* contaminés, préalablement stérilisés extérieurement, un champignon produisant des pycnides appartenant au genre *Phoma*. Des inoculations de ce *Phoma* à des *Lunularia* n'ont donné aucun résultat, d'où pas de preuve certaine qu'il est bien l'endophyte.

NICOLAS, qui a observé aussi un endophyte dans *Lunularia*, a été frappé, plusieurs années de suite, de 1924 à 1928, par l'apparition d'une petite Pézize, *Humaria Nicolai* R. Maire, croissant de Novembre à Janvier parmi les thalles de *Lunularia* toujours dans la même station; ayant examiné les thalles voisins de cette Pézize, il les a toujours vus infectés par un mycélium ressemblant à celui de l'*Humaria*. Malgré les insuccès d'essais de culture pures de l'endophyte et le manque de preuves que fourniraient des inoculations expérimentales à l'Hépatique, opération d'ailleurs difficile, sinon impossible, car les champignons qui pénètrent par les rhizoïdes n'ont une action efficace qu'à un moment donné du développement de l'hépatique, NICOLAS a attribué l'endophyte de *Lunularia* à *Humaria Nicolai* R. Maire, du fait de la constance de cette Pézize parmi les thalles envahis par l'endophyte.

Dans *Lunularia*, AURET THEODORA a décrit, d'après des cultures, *Phoma lunulariicola*.

Dans *Pellia epiphylla*, MELLE RIDLER, après des insuccès de cultures avec les procédés ordinaires (fragments de thalle contaminés préalablement stérilisés) et même en utilisant des rhizoïdes contenant des hyphes et placés en goutte pendante (extrait de *Pellia*, moût de bière et eau distillée), a obtenu des cultures du champignon en ensemencant des fragments de sporogones contaminés sur de la gélose; ici encore ce serait un *Phoma* mais différent de celui de *Lunularia*.

Le champignon étudié par ELLIS serait une forme conidienne d'un Ascomycète, assimilable, sinon identique à *Trichoderma*, forme conidienne d'un *Hypocrea*.

Dans la même hépatique FRANK a décrit *Saprolegnia Schachtii* Frank que FISCHER a assimilé à *Pythium de Baryanum* Hesse.

Si l'on ajoute à ces quelques champignons *Phyllosticta Marchantiae* Sacc. et *Ascochyta Marchantiae* Sacc. et Speg., qui provoquent sur les thalles des taches desséchées sur lesquelles se forment leurs pycnides et qui n'ont, d'ailleurs, rien de commun avec des endophytes mycorhiziques, on aura une idée assez exacte des champignons susceptibles de vivre avec les Bryophytes.

On a vu dans l'historique que des Nostoccacées et une Hétérochontée étaient associées aux Bryophytes.

§ 4. Nature de l'association. Il est des cas où le parasitisme est évident: *Marchantia polymorpha* L. et *Pythium*, ainsi qu'*Aneura* où la chlorophylle est complètement détruite et où les thalles sont devenus charnus, ayant un aspect coralloïde, ce qui les rapprocherait, d'après DENIS, des prothalles incolores des Lycopodes (*Phlegmaria* ou *Selago*); sous l'influence du parasite l'Hépatique aurait acquis un mode de vie saprophytique, exemple très intéressant de convergence entre le gamétophyte des Hépatiques et celui des Lycopodes.

Le parasitisme devient évident aussi, lorsque le champignon, offensif tant qu'il reste localisé dans le thalle de l'Hépatique, envalit les organes reproducteurs, anthéridies ou sporogones, qu'il stérilise plus ou moins complètement. (*Fegatella*, *Marchantia*, *Pellia*).

Dans les Hépatiques à feuilles et les Mousses, le champignon, qui ne forme pas avec celles-ci des mycorhizes, est un parasite très peu dangereux; il se contente de détruire les cellules superficielles sans que la plante paraisse en souffrir.

Le cas le plus intéressant, au double point de vue morphologique et biologique, est certainement celui des Hépatiques à thalle et des opinions très divergentes ont été émises sur la nature de l'association, parasitisme ou symbiose.

Pour BOLLETER, NEMEC, GARJEANNE, PEKLO, MELLE RIDLER, AURET THEODORA, l'association ressort du parasitisme; le champignon, hébergé par l'hépatique, vit entièrement à ses dépens, digère son

amidon, son huile, détruit sa chlorophylle, sans que son hôte en retire le moindre bénéfice; d'autre part, les thalles contaminés sont moins vigoureux que ceux qui ne le sont pas ou ne le sont que peu. Malgré cela, le parasitisme semble, à part l'invasion des organes sexués, bien inoffensif pour l'hépatique, qui ne paraît pas souffrir du tout de la présence du mycélium; c'est ce qu'indique BOLLETER (p. 389) „dass im allgemeinen der Pflanze durch die Mykorrhiza kein direkter Schaden, aber auch kein Nutzen erwächst....”.

La présence de l'endophyte n'est trahie, pour un observateur superficiel, que par la coloration rouge-violacée que prennent les membranes des cellules infectées, coloration due à l'apparition d'anthocyané, pigment qui apparaît toutes les fois que les conditions sont favorables à une accumulation de sucres.

D'autres auteurs, BEAUVERIE, GOLENKIN, CAVERS, NICOLAS, MAGROU, CHANDURI et RAJARAM considèrent plutôt l'association comme une symbiose et invoquent les principaux arguments suivants:

1°) les thalles les plus infectés sont les plus vigoureux (BEAUVERIE et CAVERS) et inversement (GOLENKIN); le mycélium de l'endophyte participerait à la nutrition carbonée et azotée de l'Hépatique aux dépens de l'humus (BEAUVERIE), comme cela se produit pour les mycorhizes des arbres des forêts. Le champignon est nécessaire au développement et à la croissance de l'Hépatique, car des cultures de *Marchantia nepalensis*, en milieux stérilisés ou non, ont montré que, toutes les fois que le champignon est absent, l'hépatique commence bien à se développer mais se dessèche rapidement sans donner de sporophyte (CHANDHURI et RAJARAM). D'autre part, les spores de *Fegatella* germent en plus grand nombre et donnent des thalles plus vigoureux en sol tourbeux que sur un sol stérilisé (CAVERS).

2°) L'hépatique utiliserait la matière organique du mycélium et des vésicules après leur mort (GOLENKIN).

3°) Par la digestion de l'amidon des cellules qui l'hébergent, l'endophyte contribue à accroître la pression osmotique de leur suc cellulaire, ce qui est susceptible de permettre au thalle de mieux résister à la dessiccation et peut-être aussi de favoriser la production des organes reproducteurs; à ce dernier point de vue, NICOLAS, ayant remarqué que *Fegatella*, presque toujours infecté par un

endophyte, fructifie beaucoup plus fréquemment que les espèces voisines, *Marchantia* ou *Lunularia*, rarement contaminées, a indiqué une relation possible entre la présence d'un champignon et la sexualité.

Ainsi, BOLLETER indique que les *Fegatella* infectés par un mycélium sont exceptionnellement riches en organes sexués, notamment femelles, et évoluent plus rapidement et que, par contre, un gazon de cette Hépatique, du jardin botanique de Zürich, stérile depuis huit ans, ne contient pas la moindre trace de mycélium, sauf dans les rhizoides

L'existence sur le St. Gothard, à 1.200 m d'altitude, de thalles de *Fegatella*, très vigoureux, colorés en rouge et sexués bien que ne contenant pas de mycélium (BOLLETER, p. 390), n'infirme en rien l'hypothèse précédente; car le climat d'altitude, caractérisé par son air sec et sa luminosité plus vive, agit en concentrant le suc cellulaire de l'Hépatique, absolument comme le champignon et peut, comme celui-ci aussi, favoriser la production des organes sexués; les observations de NOEL BERNARD sur les Orchidées trouvent ici leur application, car l'on sait que cet auteur a remplacé, vis à vis de la germination des graines., l'action du champignon par celle de solutions concentrées.*

4°) MAGROU se demande même si la présence d'un mycélium dans *Pellia* n'a pas pour effet d'amener la concentration en ions H du suc cellulaire à une valeur compatible avec le développement de l'Hépatique, quelle que soit la réaction du sol où elle croît; ainsi, les thalles contaminés de *Lunularia* ont un pH = 6,4, alors qu'ils croissent sur un sol alcalin de pH = 7,4 — 8,0 (MELLE RIDLER).

Ces arguments, notamment la relation entre la présence d'un champignon et la sexualité qui semble exister, non seulement dans *Fegatella*, mais aussi dans *Pellia*, prêcheraient en faveur d'une symbiose. Cette symbiose, si elle existe, ou tout au moins l'harmonie que l'on constate la plupart du temps (*Fegatella*, *Lunularia*, *Pellia*) entre les deux organismes, fait place au parasitisme, lorsque l'hépatique, ne se défendant plus, laisse envahir ses organes reproducteurs, anthéridies ou sporogones, qui restent plus ou moins stériles.

La notion de symbiose ne se précisera que le jour où, avec des cultures pures du champignon, l'on pourra infecter des thalles d'Hépatiques et observer à la suite de cette inoculation expérimentale les caractères invoqués par les défenseurs de l'idée de symbiose; jusque

là et peut être pendant longtemps encore, cette idée, si elle paraît logique, doit rester dans le domaine de l'hypothèse.

Le *Mucor* signalé par GARJEANNE dans les *Jungermanniales* à feuilles, s'il est parasite, car il altère le contenu des cellules, fait bénéficier l'Hépatique de sa présence en favorisant l'absorption de l'eau par les rhizoides.

Quant à l'association entre les *Bryophytes* et les *Nostocs*, les mêmes hypothèses ont été émises que pour les champignons. Pour G. P. PEIRCE, elle semble plutôt relever du parasitisme, car les *Anthoceros* sans *Nostocs* se développent mieux que ceux qui en contiennent; pour JANCZEWSKI¹⁾, elle serait tout au bénéfice des *Nostocs*, qui dans l'*Anthoceros*, sont plus vigoureux, plus larges que ceux qui vivent d'une vie autonome. Enfin, pour PRANTL²⁾, MOLISCH, le *Nostoc* assimilerait l'azote de l'air et en ferait bénéficier l'hépatique, il y aurait donc symbiose.

De plus on pourrait admettre, pour fortifier cette idée de symbiose, que le *Nostoc*, grâce à l'humidité qu'entretiennent ses gaines mucilagineuses, contribue peut-être à mieux alimenter l'hépatique en eau et à lui permettre ainsi de résister d'avantage à la dessiccation; c'est surtout vrai lorsque les *Nostocs* se trouvent à la superficie de l'Hépatique.

Le parasitisme semble moins évident que dans le cas des champignons, car la Schizophycée, grâce à sa chlorophylle peut vivre d'une vie autonome; s'il existe réellement, il est, si l'on peut dire, encore plus inoffensif que dans le cas des champignons.

GARJEANNE³⁾ estime que l'association entre le *Blasia* et le *Nostoc* est sans importance, tout au moins en ce qui concerne l'assimilation de l'azote; il invoque à l'appui de cette thèse les arguments suivants: développement sensiblement identique, même teneur en azote des *Blasia* infectés ou non par des *Nostocs*, très mauvais développement des *Blasia* infectés sur des sols sans nitrate. Il assimile les oreillettes qui hébergent les *Nostocs* à des galles, „Domatien”, avec toutes les conséquences que celles-ci entraînent pour la plante, en particulier

¹⁾ JANCZEWSKI. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniens, Bot. Zeitung, 1872.

²⁾ PRANTL. Die Assimilation freien Stickstoffs und der Parasitismus von Nostoc. Hedwigia, XXVIII, 1889.

³⁾ GARJEANNE A. J. M. Das Zusammenleben von Blasia mit Nostoc. Ann. Bryol. III (1930).

la formation de poils spéciaux, uni ou pluricellulaires, ramifiés, déjà observés par LEITGEB.

Etant donnés le mode de vie et l'habitat des Hépatiques, en contact intime avec le substratum par leurs rhizoïdes et leur thalle, il semble tout naturel qu'elles puissent être envahies par des mycéliums divers. Il y a pour elles, comme pour tous les organismes, des questions de résistance individuelle, qui tiennent vraisemblablement au moment où l'infection à lieu et qui expliquent la plus ou moins grande fréquence de l'association, et que, dans certains cas, seuls les rhizoïdes sont envahis du fait de leur passivité.

Ce chapitre est l'un des plus intéressants au point de vue biologique; les notions qui y figurent sont encore bien rudimentaires; seules des études méthodiques, basées sur une expérimentation rigoureuse, pourront contribuer à préciser les données précédentes.

CHAPTER VI

CYTOLOGIE

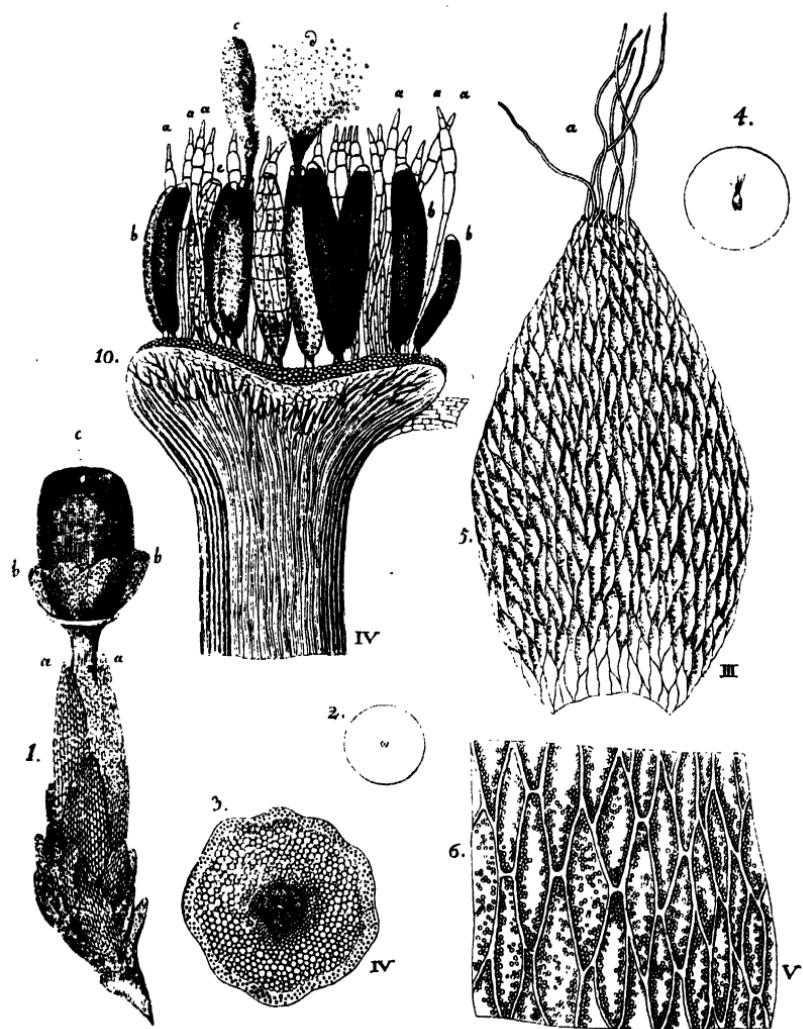
par

J. MOTTE (Montpellier)

La cytologie des Bryophytes, telle qu'il faut l'envisager dans ce chapitre, a pour objet l'étude de leur cellule, abstraction faite du noyau. C'est, ainsi définie, une science à peine âgée d'un quart de siècle, et dont un exposé didactique peut paraître prématuré. En fait, dans l'état actuel des choses, tout travail d'ensemble est nécessairement incomplet et incertain. Bien des faits attendent encore qu'on les décrive; d'autres, qui ont donné lieu à des investigations nombreuses, aboutissent à des interprétations contradictoires. Je me suis accommodé de mon mieux de ces deux défauts, sans m'illusionner sur les résultats de ma tentative. Sa valeur est actuelle. Je n'ai pas l'excessive prétention de mettre un point final à des recherches à peine entreprises. Je me suis simplement efforcé de les juger équitablement, hors de tout dogmatisme, en les contrôlant par mes observations propres, et sans négliger les critiques d'autrui. C'est le seul but que j'ai désiré atteindre. J'espère y avoir à peu près réussi.

§ 1. Historique¹⁾. La cytologie des Muscinaées, en tant que science moderne, est aujourd'hui à peu près vieille de vingt ans. C'est vers 1910 que PENSA, LEWITZKY, LUNDEGARD et GUILLYERMOND, répondant eux-mêmes aux sollicitations des zoologistes, accordèrent au cytoplasme des végétaux une importance qu'on lui avait jusqu'alors

¹⁾ Je n'ai pas analysé dans ce paragraphe les travaux appartenant à la période moderne; les discussions d'écoles auxquelles ils donnent encore lieu auraient exigé de longs développements que la place limitée dont je disposais ne me permettait pas d'écrire. D'ailleurs un exposé de cet ordre eût été peu à sa place dans un manuel. Le lecteur, désireux d'approfondir la question, trouvera, dans ceux de mes travaux dont je donne la référence, un schéma chronologique complet des publications récentes, avec la critique de leur genèse et de leurs résultats.



HEDWIG del.

CAPIEUX sculp. 1782.

Fig. 1

Funaria hygrometrica

(HEDWIG, Fundamentum Historiae naturalis muscorum, Lipsiae 1782).

V: Fragment de phyllidie.

refusée. Il s'ensuivit une série de recherches nouvelles dont les Bryophytes eurent leur part. On en trouvera l'essentiel dans l'exposé qui va suivre. Mais, avant cette période, les éléments constitutifs du cytoplasme étaient déjà depuis longtemps connus. On n'ignorait ni les plastes, ni les vacuoles, ni les oléocorps. Tous avaient été décrits et sommairement étudiés.

Dès 1782 HEDWIG¹⁾, grâce à la transparence des phyllidies et des paraphyses de *Mnium hygrometricum* (*Funaria hygrometrica*) put y reconnaître des chloroplastes. Il dessina avec la plus grande exactitude (Fig. 1) ces éléments qui n'avaient jamais été décrits ailleurs. Mais l'ignorance à leur égard était complète, et HEDWIG n'en donna pas l'interprétation qu'ils méritaient. MIRBEL²⁾ retrouva en 1832 ces „sphéries vertes” chez *Marchantia polymorpha*. Il estimait qu'elles se formaient aux dépens de la membrane et y demeuraient fixées. Une pareille genèse fut rapidement reconnue inexacte; mais la description substituée par VON MOHL [1837]³⁾ à celle de MIRBEL ne le fut pas moins. Il décrivait dans la phyllidie de *Bryum cuspidatum* la chlorophylle sous deux aspects, l'un correspondant à un état amorphe, l'autre à un état granuleux, sans oser toutefois affirmer que l'une de ces formes dérive de l'autre. MORREN [1841]⁴⁾ prit à son compte cette affirmation. Il décrivit dans la jeune phyllidie de *Sphagnum* une chlorophylle amorphe dont dérivaient, par simple fragmentation, les chloroplastes de la phyllidie adulte. C'était une observation erronnée. Elle avait du moins le mérite d'affirmer l'absence de chloroplastes morphologiquement définis dans les stades jeunes. Elle demeura pendant plus d'un demi-siècle, jusqu'à la période moderne, le seul document valable concernant l'évolution du plastome.

Le vacuome fut aussi longtemps mal connu. Il est pourtant facile à reconnaître, au moins dans les cellules adultes, grâce à l'absence de chloroplastes à son niveau. HEDWIG vit fort bien ces plages privées de corps chlorophylliens. Il les dessina (Fig. 1), mais n'en donna aucune interprétation. Pendant un siècle, rien d'essentiel ne fut ajouté à cette

¹⁾ Fundamentum Historiae Naturalis Muscorum frondosorum (Lipsiac, 1782).

²⁾ Complément des Observations sur le *Marchantia polymorpha* (Mém. de l'Ac. Roy. des Sc. XIII, 1835).

³⁾ Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse des Chlorophylls (Inaug. Diss., Tubingen, 1837).

⁴⁾ Recherches sur l'Inenchyme des *Sphagnum* (Bull. Ac. Roy. Sc. et B.-lettres, Bruxelles. VIII, 1, 1841).

observation facile. WENT [1888]¹⁾ rompit le silence en annonçant que la cellule apicale des Jungermanniales renferme une grosse et quelques petites vacuoles dérivant les unes des autres par bipartition. Mais c'était là une observation accidentelle, faite incidemment dans un travail qui n'avait pas les Bryophytes pour objet. Elle ne fut suivie d'aucune autre, jusqu'au moment où, les techniques mitochondrielles intervenant, la morphologie du cytoplasme fut remise en cause.

Les indications concernant les oléocorps présents chez certaines hépatiques sont incomparablement plus nombreuses. MIRBEL les reconnut le premier chez *Marchantia polymorpha*. Il les décrivit comme de „petites masses concrètes, ovoides, blanches, mamelonnées à la surface”. Mais il en donna une interprétation erronée et les considéra comme de gros grains d'amidon. SCHACHT [1856]²⁾ commit une erreur du même ordre en en faisant de l'inuline. C'était là une erreur d'autant plus difficile à excuser que, dès 1843, GOTTSCHE³⁾ avait reconnu, chez *Haplomitrium Hookeri* la solubilité dans l'alcool de ces corps appelés par lui „Zellenkörper”. PFEFFER [1874]⁴⁾ nota leur apparition spontanée dans le protoplasme, sous forme de gouttelettes d'„huile grasse”, et leur donna, à cause de celà, le nom d'„Oelkörper”. Ces gouttelettes minuscules confluent pour donner l'oléocorps définitif, et, selon que cette confluence est plus ou moins marquée, l'oléocorps est constitué par une goutte homogène ou a l'aspect d'une émulsion. L'alcool dissout ces corps presque totalement en laissant toutefois subsister une coque albuminoïde. Les déshydratants les contractent fortement. Ils sont donc constitués par une émulsion d'huile dans de l'eau albumineuse. PFEFFER admet en outre la présence possible, à l'état dissout dans l'huile émulsionnée, d'une petite quantité de résine ou de cire. Pour WAKKER [1888]⁵⁾, ces corps qu'il nomme „élaioplastes”, sont, dès le début de leur formation, des vésicules nettement délimitées ne renfermant pas d'huile. Leur origine est obscure. Ce sont, peut-être, des chloroplastes métamorphosés. L'huile, qui est peut-être un produit de désorganisation, apparaît au sein de ces élaioplastes sous forme de

¹⁾ Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung (Jahrb. f. wiss. Bot. XIX, 1888).

²⁾ Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse (Berlin, 1856—1859).

³⁾ Anatomisch-physiologische Untersuchungen über *Haplomitrium Hookeri* (Verh. d. kaiserl. Acad. Sc. XI, 1, 1843).

⁴⁾ Die Oelkörper des Lebermoose (Flora, LVII, 1874).

⁵⁾ Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle (Jahrb. f. wiss. Bot., XIX, 1888).

petites gouttelettes animées d'un vif mouvement moléculaire. Elles confluent ensuite en gouttelettes plus grosses qui remplissent complètement l'organe et en distendent la membrane. VON KÜSTER [1894]¹⁾ reconnaît une évolution analogue. Les oléocorps sont fondamentalement constitués par un stroma protéique dans lequel les gouttes d'huile sont encloses. C'est ce stroma qui apparaît d'abord. Il a alors une forme irrégulière, contournée, allongée, arquée. Puis il devient de plus en plus granuleux et réfringent. Les gouttelettes d'huile apparaissent ensuite. Ces oléocorps sont toujours néoformés. Ils ne se divisent jamais. GARJEANNE [1903]²⁾ affirme au contraire leur division dans les premiers stades. Ils réalisent alors, dans les méristèmes, à côté des vacuoles normales, de petites vacuoles adventives dont on peut mettre la valeur en évidence par plasmolyse. L'oléocorps adulte ne se divise plus. Il est limité par une paroi qui n'est autre que le tonoplaste autonome et vivant de la vacuole, mais il n'y a pas de membrane propre. Ce qui fut décrit sous ce nom correspond (comme l'avait déjà affirmé VON KÜSTER) à une coagulation artificielle du contenu albumineux semi-liquide de la vacuole au sein de laquelle se forment et sont dorénavant situées les gouttelettes huileuses. Ainsi se trouvaient en présence trois opinions contradictoires faisant naître l'huile soit au sein du protoplasme, soit à partir du plastome, soit dans les vacuoles. Les travaux plus récents s'employèrent, avec des techniques modernes, à trancher le débat. Comme nous le verrons, ils n'y sont pas entièrement parvenus.

Index des principaux travaux récents. ALVARADO. Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von *Mnium cuspidatum* (*Ber. d. d. bot. Ges.*, XLI, 1923). — BOWEN. A preliminary report on the structural elements of the cytoplasm in cells (*Biol. Bull.*, LIII, 1927). Id. Studies on the structure of plant protoplasm (*Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, VI, 1928). — CHALAUD. Le cycle évolutif de *Fossombronia pusilla* Dum. (*Thèse de doctorat*, Toulouse 1928). — DANGEARD, P. A. Sur la reproduction sexuelle chez le *Marchantia polymorpha* dans ses rapports avec la structure cellulaire (*C. R. Ac. Sc. CLXXVIII*, 1924). — DANGEARD P. Plastes et cytosomes chez le *Fontinalis antipyretica* (*Bull. Soc. Bot. Fr.* LXXII,

¹⁾ Die Oelkörper der Lebermoose (Inaug. Diss., Basel, 1894)

²⁾ Die Oelkörper der Jungermanniales (Flora, XCII, 1903).

PLANCHE I

- fig. 1 *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice et extrémité apicale de l'axe (Fix. de Regaud) — Les chloroplastes lenticulaires, de diamètre variable, sont vus de face et de profil. Ils sont associés à des mitochondries.
- 2 *Gasterogrimmia crinita*. Cellule génératrice de l'axe (Fix. de Regaud) — Les chloroplastes sont remplacés par des chondriocistes.
- 3 *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice et extrémité apicale de l'axe (Fix. de Champy) — Les gouttelettes de substance grasse sont colorées en noir par l'acide osmique.
- 4 *Hypnum fluitans*. Cellule de l'axe jeune au voisinage du sommet (Fix. de Champy) — Chloroplastes et mitochondries. Les corps gras n'ont pas été figurés.
- 5 *Hypnum fluitans*. Cellule de l'axe jeune au voisinage du sommet (Fix. de Champy) — Les gouttelettes de substance grasse sont colorées en noir par l'acide osmique. Le chondrioplastome n'a pas été figuré.
- 6 *Mnium spinosum*. Anthéridie jeune (Fix. de Regaud) -- On notera les formes intermédiaires entre les plastes et les mitochondries.
- 7 *Mnium spinosum*. Anthéridie plus âgée (Fix. de Regaud) --- Les initiales spermatogènes sont différenciées. Les plastes régressent à leur niveau, et se transforment en chondriocistes renfermant de distance en distance, un grain d'amidon.
- 8 *Mnium affinc*. Anthéridie jeune (Fix. de Regaud) — On notera les segments en chevrons successivement détachés de la cellule apicale génératrice, et la régression des plastes accompagnant la division cellulaire.

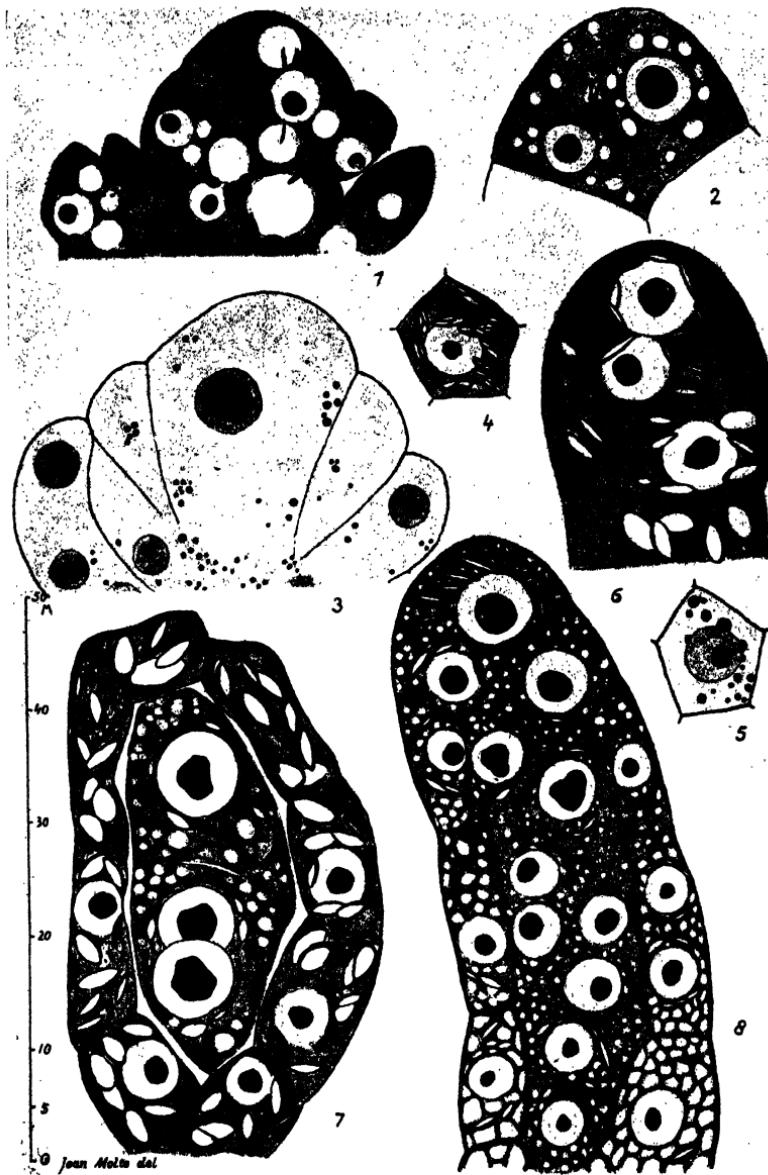


Planche I

Joan Molina del

1925). Id. Observations cytologiques sur les poils foliaires à forme de paraphyses des Polytrichs (*Ibid.*, LXXII, 1925). — DOMBRAY. Contribution à l'étude des corps oléiformes des Hépatiques des environs de Nancy (*Thèse de doctorat*, Nancy, 1926). — GAVAUDAN. Recherches sur la cellule des Hépatiques (*Thèse de doctorat*, Paris, 1930). — KOZLOWSKY. Sur l'origine des oléoleucites chez les Hépatiques à feuilles (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXIII, 1921). — LORCH. Anatomie der Laubmoose (*Linsbauer's Handbuch* VII¹, 1931). — MOTTE J. Contribution la connaissance cytologique des Muscinées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 10e à sér., X, 1928). Id. La cytologie des Muscinées dans ses rapports avec la cytologie générale (*Rev. Bryol.*, II, 1929). — POPOVICI. Quelques remarques sur le développement des élaïoplastes des Hépatiques (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXXV, 1927). — RIVETT. The structure of the cytoplasm in the cells of *Alicularia scalaris* Corda (*Ann. of. Bot.*, XXXII, 1918). — RUDOLPH. Chondriosomen und Chromatophoren (*Ber. d.d. bot. Ges.*, XXX, 1912). — SAPEHIN. Untersuchungen über die Individualität der Plastide (*Arch. f. Zellforsch.*, XIII, 1915). — SCHERRER. Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros* (*Flora*, CVII, 1915). — SENJANINOVA. Origin of plastids during sporogenesis in Mosses (*Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, VI, 1927). — WEIER. A study of the moss plastid after fixation by mitochondrial, osmium and silver techniques (*La Cellule*, XL, 1931).

Les Mousses

§ 2. Le Gamétophyte des Mousses. Le gamétophyte a, chez les Mousses, son origine immédiate dans une cellule génératrice apicalement située. Cette cellule, relativement grande, renferme (Pl. I; fig 1 et 2), à côté d'un volumineux noyau, un chondrioplastome abondant, d'assez nombreuses vacuoles et quelques gouttelettes d'huile (Pl. I; fig. 3).

Le chondrioplastome varie d'aspect selon les cas. Assez généralement, il est constitué par des grains mitochondriaux associés à de petits chloroplastes fusiformes ou lenticulaires privés d'amidon (Pl. I; fig. 1). Il n'y a pas alors de délimitation morphologique nettement établie entre ces deux catégories d'éléments. Ils sont reliés les uns aux autres par toute une série de formes de transition dont le type moyen peut s'interpréter aussi bien comme de petits chloroplastes que comme de grosses mitochondries. Si l'on ajoute à celà le fait que les chloroplastes ne présentent jamais les formes étranglées caractéristiques de leur bipartition, on est amené à les considérer comme dérivant des mitochondries auxquelles seules serait dévolu le pouvoir de se diviser. C'est là une première indication de l'homogénéité du chondrioplastome. Nous en trouverons plus tard d'autres preuves.

Mais la cellule apicale ne présente pas toujours cette structure. Assez souvent aucun chloroplaste n'y est reconnaissable. Les mitochondries sont alors accompagnées par des chondriocentes filamenteux qui remplacent le plastome absent (Pl. I; fig. 2). Il paraît vraisemblable qu'il s'agit là simplement d'une modalité d'aspect entraînée par des variations dans l'état physique du milieu ambiant. Dans tous les cas, qu'il s'agisse du complexe plaste-mitochondrie ou du complexe chondriconte-mitochondrie, l'évolution ultérieure est la même et aboutit à un type adulte commun.

Les divisions répétées, subies par la cellule apicale, engendrent un massif cellulaire occupant le sommet de l'axe, progressant dans le

sens basifuge et se différenciant peu à peu. Les chloroplastes, s'ils sont présents dans la cellule génératrice, grossissent et deviennent amylières (Pl. I; fig. 4). S'ils sont absents, ils apparaissent de très bonne heure aux dépens des chondriosomes. Ceux-ci se renflent alors en divers points de leur trajet et y sécrètent aussitôt un grain d'amidon, noyau du futur chloroplaste. Dès ce moment, et quel que soit le type de la cellule génératrice, une exacte délimination se manifeste entre le plastome et le chondriome. Aucun terme de passage n'existe plus entre ces deux catégories d'organites, et il en est désormais ainsi dans toutes les cellules de l'axe. Elles peuvent se différencier, selon le genre et l'espèce, en régions diverses, mais il s'agit alors de modifications purement quantitatives. Leur constitution fondamentale ne varie pas.

La phyllidie subit une évolution parallèle. Sa cellule initiale n'est qu'une cellule superficielle du méristème apical et elle en a d'abord la structure. Puis, peu à peu, un plastome amylière se différencie, soit à partir de chloroplastes non-amylières, soit à partir de chondriocontes, selon le type de la cellule génératrice. En définitive l'aspect normal adulte, déjà décrit à propos de l'axe, se trouve réalisé.

Les paraphyses évoluent aussi de façon analogue. Elles naissent, avec les anthéridies, aux dépens d'un massif cellulaire développé soit à l'extrémité du rameau au niveau du bourgeon terminal, soit à l'aisselle d'une phyllidie. Les cellules superficielles de ce massif se renflent alors et constituent chacune une papille à noyau plus apparent qui est une cellule initiale d'anthéridie ou de paraphysé. Ces cellules initiales ont une constitution cytologique variable. A côté de mitochondries toujours présentes, on retrouve en effet soit des chondriocontes plus ou moins longs, soit des chloroplastes. Dans le premier cas, les chondriocontes et (d'après ALVARADO) quelques mitochondries, se transforment en chloroplastes. Dans le deuxième, les chloroplastes régressent plus ou moins, tantôt diminuant simplement de volume, tantôt allant jusqu'à résorber leur amidon. A ce stade, apparaissent fréquemment les formes intermédiaires entre les plastes et les mitochondries déjà signalées dans la cellule génératrice de l'axe. Elles ont vraisemblablement une double origine et sont dues soit à la division active des chloroplastes, soit à la différenciation en plastes d'une partie des mitochondries. D'ailleurs cet aspect est de peu de durée. Dès l'instant où les quelques recloisonnements qui font de la cellule initiale un court filament, se sont produits, les chloroplastes et les mitochondries re-

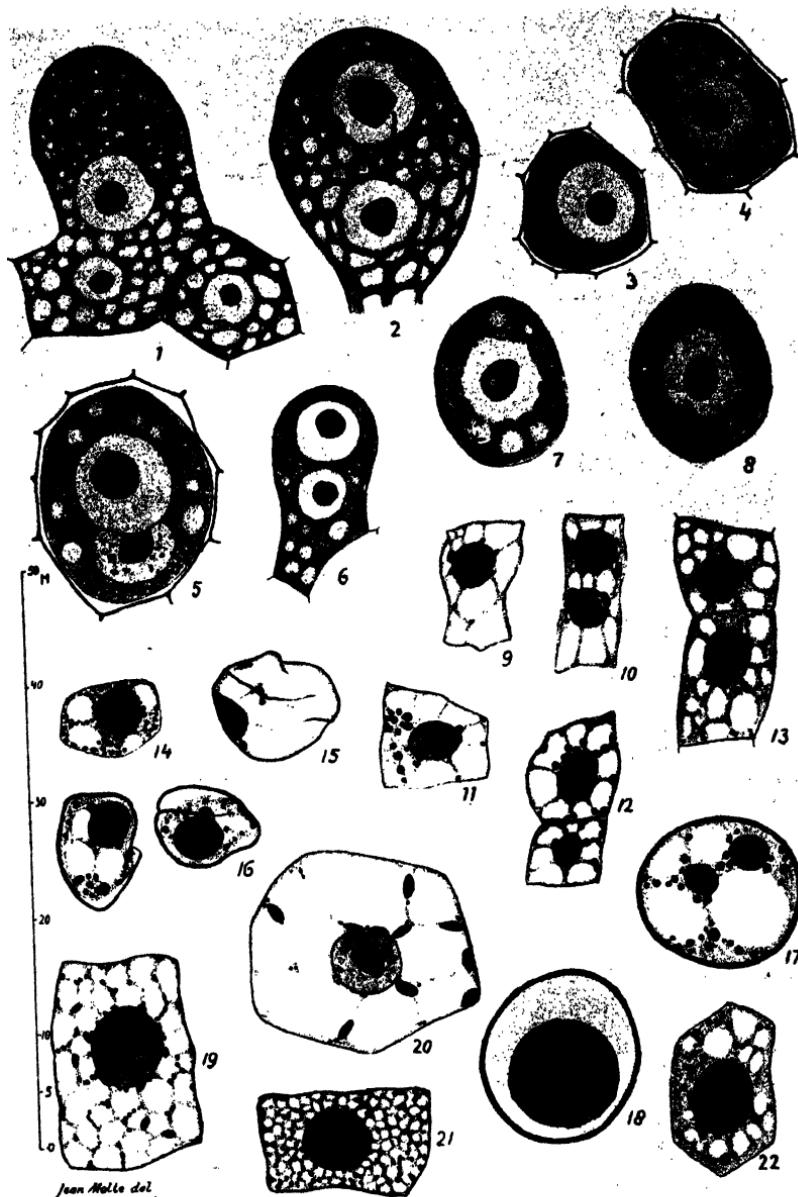
prennent leur individualité. A partir de ce moment, ces deux catégories d'éléments évoluent indépendamment l'une de l'autre. La multiplication des chloroplastes, notable dans la paraphyse, s'y fait sans le concours du chondriome. Elle a lieu aux dépens de chloroplastes amylijères préexistants qui présentent de ce fait, assez fréquemment, les formes étranglées caractéristiques de leur division.

Le vacuome a une évolution plus simple et facile à schématiser. Dans la cellule apicale (Pl. I; fig. 1 et 2), les vacuoles sont nombreuses, relativement petites et difficilement colorables par le rouge neutre. Elles renferment des grains de substance intra-vacuolaire animés du mouvement brownien. Le vacuome du méristème apical présente des caractères presque identiques. Puis, à mesure que les cellules vieillissent, les vacuoles s'accroissent, se fusionnent, et, en définitive, se réduisent à une seule cavité intra-protoplasmique d'autant plus développée que la cellule est plus près de sa fin.

Dans la phyllidie, le début de l'évolution du vacuome est à peu près identique. La cellule initiale phyllidienne, dérivant de la cellule génératrice de l'axe, en garde la structure aussi longtemps qu'elle demeure elle-même génératrice. On y trouve des vacuoles petites, nombreuses, et fréquemment pourvues de corpuscules intra-vacuolaires mobiles. Plus tard, ces corpuscules disparaissent, en même temps que les vacuoles s'accroissent. A ce stade, elles se colorent aisément par les colorants vitaux. Mais l'intensité de la coloration est d'autant plus forte que le diamètre de la vacuole est plus petit. Le fait qu'aucune bipartition vacuolaire ne se manifeste dans les cellules phyllidiennes, bien que le nombre des vacuoles y augmente, amène à considérer ces vacuoles hyperchromophiles comme des néoformations. Il est cependant certain qu'une telle genèse n'est pas constante. Les vacuoles peuvent aussi naître par division de vacuoles préexistantes. C'est précisément le cas lorsqu'une cellule de type adulte redevient génératrice pour donner une anthéridie ou une paraphyse. Les vacuoles peu nombreuses et de grandes dimensions que renferme la cellule initiale s'étirent alors en divers sens et prennent, sous l'action du rouge neutre, l'aspect de plages colorées insinuées entre les éléments figurés de la cellule. Ce réseau vacuolaire n'a d'ailleurs qu'une durée limitée. Il se morcelle rapidement en vacuoles plus abondantes, plus petites et sensiblement irrégulières qui se répartissent dans les diverses cellules constituant la

PLANCHE II

- fig. 1 *Hylocomium splendens*. Cellule initiale de l'archégone (Fix. de Regaud) — Chondriocentes et mitochondries. Le protoplasme est plus dense dans la région apicale.
- 2 *Hylocomium splendens*. Cellule initiale de l'archégone à un stade ultérieur (Fix. de Regaud) — Mêmes caractéristiques.
- 3 *Hylocomium splendens*. Cellule profonde de l'archégone (Fix. de Regaud) — Chondriocentes et mitochondries.
- 4 *Hylocomium splendens*. Stade ultérieur de la même cellule (Fix. de Regaud) — Mêmes caractéristiques.
- 5 *Hylocomium splendens*. Oeuf après la séparation de la cellule du canal du ventre (Fix. de Regaud) — Chondriocentes courts et mitochondries.
- 6 *Lunularia cruciata*. Cellule initiale de l'archégone après sa première division (Fix. de Regaud) — Chondriocentes et mitochondries. Le protoplasme apical est plus dense.
- 7 et 8 *Lunularia cruciata*. Oeuf mûr (Fix. de Regaud) — Chondriome granuleux et filamentueux abondant.
- 9 et 10 *Funaria hygrometrica*. Cellules de l'archesporium (Fix. de Regaud) — On notera le passage des plastes aux mitochondries.
- 11 *Funaria hygrometrica*. Cellules de l'archesporium (Fix. de Champy) — Les gouttelettes de substance grasse sont colorées en noir par l'acide osmique.
- 12 *Funaria hygrometrica*. Cellules de l'archesporium (Fix. de Champy) — Les mitochondries sont représentées en noir; les gouttelettes de substance grasse en gris.
- 13 *Gasterogrimmia crinita*. Cellules archesporiales (Fix. de Regaud) — Le chondriome granuleux est prépondérant.
- 14 *Funaria hygrometrica*. Sporogonie (Fix. de Regaud) — Chondriome granuleux.
- 15 *Funaria hygrometrica*. Spore mûre (Fix. de Regaud) — Noter le passage de la mitochondrie au plaste.
- 16 *Bryum caespiticium*. Deux spores mûres (Fix. de Regaud) — Mêmes caractéristiques.
- 17 *Funaria hygrometrica*. Spore jeune (Observée dans l'eau) — Les gouttelettes de substance grasse sont irrégulièrement réparties sur les travées protoplasmiques.
- 18 *Funaria hygrometrica*. La même spore (Après action du Sudan lactique à chaud) — Les gouttelettes d'huile, précipitées de leur émulsion, se réunissent en une goutte unique colorée par le sudan.
- 19 *Pellia Fabbroiana*. Cellule de l'assise superficielle du sporange (Fix. de Regaud) — Petits plastes et nombreuses mitochondries.
- 20 *Pellia Fabbroiana*. Cellule profonde du sporange (Fix. de Regaud) — Les plastes sont plus développés; les mitochondries moins nombreuses.
- 21 *Pellia Fabbroiana*. Cellule sporogène appartenant aux premières générations (Fix. de Regaud) — Chondriome granuleux homogène.
- 22 *Lunularia cruciata*. Oeuf jeune (Fix. de Champy) — Les gouttelettes de substances grasse sont colorées en noir par l'acide osmique.



Joan Mollo del.

1 lanche 11

paraphysé. Là elles s'accroissent et se fusionnent, réalisant comme ailleurs le type adulte à gros éléments peu nombreux.

Aucun élément comparable aux oléocorps des Hépatiques ne se rencontre chez les Mousses¹⁾. Mais d'assez nombreuses granulations graisseuses sont présentes dans le protoplasme de la cellule génératrice (Pl. I; fig. 3). Elles sont de diamètre variable et irrégulièrement réparties. Ces granulations prennent naissance directement dans le protoplasme. Elles sont sans relations avec les plastes, et tout à fait indépendantes des vacuoles. Elles se transmettent de cellule à cellule (Pl. I; fig. 5) lors de chaque division cellulaire, mais elles diminuent en nombre et en dimension à mesure qu'on s'éloigne du sommet et finissent par disparaître. On n'en trouve plus aucune trace dans la cellule adulte. Les mêmes corps gras se retrouvent dans les cellules des phyllides jeunes. Ils disparaissent de bonne heure au cours de l'évolution de l'organe.

Il est vraisemblable que la substance grasse constituant ces gouttelettes représente l'excédent d'apport nutritif fourni à la cellule au moment d'une période de métabolisme particulièrement actif. C'est, si l'on veut, une substance de réserve provisoire, reprise à brève échéance et rapidement utilisée.

Cette substance grasse est absente dans les paraphyses quel que soit le stade considéré. Les seuls éléments décelables par les réactifs des graisses apparaissent en très petite quantité dans les cellules âgées de l'organe, et y représentent des produits de désintégration protoplasmique accompagnant la déchéance cellulaire.

§ 3. L'élément mâle des Mousses. Les premiers stades évolutifs de l'anthéridie correspondent exactement à ceux de la paraphysé. Une cellule superficielle de la région destinée à former les organes mâles se renfle en une papille dont la constitution nous est déjà connue. La papille ainsi formée fonctionne un certain temps comme génératrice (Pl. I; fig. 6 et 8). Elle détache d'abord un segment basal qui donne le pédoncule de l'organe, puis, par des cloisonnements obliques répétés, une série de segments cunéiformes successifs et superposés. Sitôt formé, chacun de ces segments se reditise en deux cellules, l'une superficielle, l'autre profonde. Le massif des cellules profondes constitue le tissu

¹⁾ Voir à ce sujet: W. LORCH, Anatomie der Laubmoose (1931).

spermatogène. Il est enveloppé par les cellules superficielles qui forment la paroi de l'anthéridie.

Comme nous l'avons vu, le chondrioplastome peut se présenter sous deux aspects différents, selon que les mitochondries sont associées à des plastes vrais ou à des chondriocontes. L'évolution correspondant au premier type a seule été décrite. Dans ce cas (Pl. I; fig. 6), les chloroplastes présents dans la cellule apicale, le sont aussi dans les segments qui s'en détachent. Ils peuvent déjà, à ce stade, manifester une régression qui est de règle, plus tard, dans les cellules spermatogènes. Ils s'étirent alors (Pl. I; fig. 8) parallèlement au noyau et résorbent les minuscules grains d'amidon qu'ils pouvaient encore contenir. Les cellules externe et interne, résultant du clivage d'un tel segment, ont une structure analogue; mais dans les cellules profondes spermatogènes, les chondriocontes conservent leur aspect filamenteux, tandis qu'ils reconstituent, dans les cellules pariétales, des chloroplastes amyloïfères de type adulte, analogues à ceux de la phyllidie. Assez souvent aussi, les chloroplastes de la cellule initiale gardent leurs caractères jusqu'au moment où s'isolent les cellules spermatogènes (Pl. I; fig. 7). C'est alors dans ces cellules seules que se produit l'étirement des chloroplastes et leur transformation en chondriocontes.

Quel que soit d'ailleurs le type évolutif considéré, les mitochondries se transmettent de cellule à cellule. Elles se retrouvent donc, à côté des chloroplastes, dans les cellules pariétales, et, à côté des chondriocontes, dans les cellules spermatogènes dont l'évolution se poursuit. Le tissu spermatogène se divise activement. Environ dix générations successives se succèdent. Mais les cellules filles ne récupèrent pas intégralement les dimensions des cellules mères. Elles deviennent de plus en plus petites, et leur diamètre, en fin d'évolution, est largement réduit de moitié. Au cours de cette évolution, les chondriocontes (Pl. III; fig. 1 et 2) se morcellent en courts fragments isodiamétriques (Pl. III; fig. 2, 3 et 11), semblables aux mitochondries présentes dans la cellule. Ces fragments gardent peu de temps la disposition en chaîne due à leur origine. De très bonne heure ils se disséminent dans le protoplasme et s'y mélangent aux mitochondries dont ils ne se distingueront plus désormais (Pl. III; fig. 4, 12 et 15 à 18).

Les dernières générations spermatogènes sont ainsi constituées par de petites cellules renfermant, à côté d'un gros noyau, un stock mitochondrial d'aspect homogène. La spermatide, qui répond à la toute

dernière génération, offre évidemment la même structure. Elle donne le spermatozoïde en modifiant la forme et les rapports réciproques de ses constituants. Tout d'abord elle s'arrondit. Elle abandonne ainsi partiellement la cavité polyèdrique primitivement occupée par elle. Mais il ne s'ensuit aucun vide, car la membrane cellulaire s'épaissit synchroniquement. Pendant cet arrondissement de la spermatide, les grains mitochondriaux paraissent devenir moins nombreux et plus gros (Pl. III; fig. 5). Ce nouvel aspect est vraisemblablement dû à la confluence et au fusionnement partiel des mitochondries préexistantes. Pendant ce temps, le noyau s'est allongé et incurvé parallèlement à la surface de la cellule (Pl. III; fig. 6, 7 et 23). Le chondriome se porte vers une extrémité du croissant nucléaire ainsi formé et s'y condense en une masse irrégulière prolongée par un appendice, lui aussi irrégulier, et étiré le long du bord interne du noyau (Pl. III; fig. 7). La condensation des chondriosomes se poursuit. Le contour du corps mitochondrial, formé par leur coalescence, se précise, pendant que l'extrémité de son appendice secrète un grain d'amidon qui est ainsi situé dans la concavité du noyau (Pl. III; fig. 8 et 24). Le corps mitochondrial est alors constitué par un massif mitochondrial périphérique auquel est suspendu un prolongement en forme de battant de cloche dont la partie renflée renferme un grain d'amidon (Pl. III; fig. 8 et 13).

Ce grain d'amidon se résorbe d'ailleurs presque aussi rapidement qu'il est apparu (Pl. III; fig. 9 et 10). En général, il disparaît avant que le spermatozoïde ait atteint sa longueur définitive. Le corps mitochondrial, situé alors à l'extrémité du noyau, se prolonge davantage le long du bord nucléaire interne. Mais cette asymétrie s'atténue peu à peu, et, en fin d'évolution, le corps mitochondrial se réduit à un court appendice dont la région centrale paraît moins dense que la périphérie.

L'évolution du vacuome est moins complexe. Les vacuoles de la cellule initiale, peu nombreuses et quelquefois réduites à une seule, présentent, au moment où cette cellule se renfle en papille, une déformation mécanique passive qui leur donne fréquemment un aspect réticulé. Ce réseau se fragmente ensuite en vacuoles plus nombreuses et plus petites dont dérivent à la fois celles du tissu pariétal et celles du tissu spermatogène (Pl. I; fig. 8). Dans le premier cas, elles reprennent rapidement une grandeur et un aspect normaux. Dans le deuxième au

contraire, elles réduisent progressivement leurs dimensions et sont presque punctiformes dans les cellules spermatogènes des dernières générations. Ce sont là d'ailleurs des phénomènes de peu d'intérêt. Mais d'autres, plus importants, accompagnent la transformation de la spermatide en spermatozoïde. Le protoplasme de la spermatide, au moment où le noyau, devenu latéral, commence à s'étirer, présente des cavités relativement grandes que l'on est d'abord tenté de considérer comme des vacuoles (Pl. III; fig. 23). Mais le rouge neutre est sans action sur la plupart d'entre elles. Une seule se colore rapidement et intensément (Pl. III; fig. 19, 20 et 26 à 29). Elle est généralement plus ou moins arrondie (Pl. III; fig. 19 et 20), mais, quelquefois, déprimée par les éléments cellulaires environnant. Son contour est alors irrégulier (Pl. III; fig. 26 et 28). Elle régresse d'ailleurs rapidement, et cette régression, contemporaine de l'élaboration de la masse amylose par le corps mitochondrial, est souvent accompagnée d'une fragmentation en vésicules érythrophiles de petit diamètre (Pl. III; fig. 29). Dans tous les cas, la disparition de l'appareil érythrophile est achevée avant la maturité de l'élément mâle (Pl. III; fig. 24 et 30). Au contraire, les vésicules non colorables par le rouge neutre se retrouvent à tous les stades dans le protoplasme de la spermatide, et, plus tard, dans la vésicule protoplasmique annexée au spermatozoïde. Il semble que les vésicules érythrophiles, d'ailleurs imprégnables par les techniques argentiques (Pl. III; fig. 13), correspondent aux éléments décrits ailleurs sous le nom d'appareil de Golgi. Elles correspondraient alors au vacuome *sensu stricto* tandis que les vésicules non colorables par le rouge neutre et non imprégnables par l'argent seraient des formations pathologiques apparaissant dans un protoplasme en voie de désorganisation et destiné à disparaître. Mais une connaissance plus parfaite de leur origine est nécessaire pour porter à leur égard un jugement définitif. Quoi qu'il en soit, le spermatozoïde adulte, après sa libération et l'abandon de la vésicule protoplasmique, ne contient aucun élément susceptible d'être rapporté au vacuome.

Aucun corps gras n'intervient normalement au cours de l'évolution de l'élément mâle. Il peut s'en trouver accidentellement dans les cellules pédonculaires ou pariétales de l'anthéridie. Ils y représentent des produits de désorganisation.

§ 4. L'élément femelle des Mousses. Comme les anthéridies, mais en moins grand nombre, les organes femelles se développent aux dépens d'un massif cellulaire situé à l'extrémité de l'axe ou à l'aisselle d'une phyllidie. Certaines cellules de ce massif, favorisées parmi les autres, donnent chacune un archégone; mais, au début de leur évolution, elles ne se distinguent pas cytologiquement du tissu ambiant.

Le chondrioplastome du massif archégoniophage varie, comme il varie dans la cellule génératrice de l'axe ou dans les cellules initiales des anthéridies. Il est, en effet, représenté, tantôt par des mitochondries associées à des chloroplastes, tantôt par des mitochondries associées à des chondriocontes. D'ailleurs, dans un cas comme dans l'autre, l'évolution histologique est la même. La cellule initiale se renferme en papille (Pl. II; fig. 1 et 2), puis, par une série de divisions successives, donne un massif cellulaire différenciant une assise superficielle autour d'une cellule profonde destinée à donner l'oosphère et les cellules du canal. A ce moment, et quel que soit le type cytologique de la cellule initiale, un état d'équilibre s'établit. Les cellules pariétales acquièrent l'aspect classique de toute cellule végétale adulte. Elles ont à la fois des chondriosomes et des chloroplastes. Toutefois ceux-ci sont relativement petits et rarement amyloïdiques. L'œuf n'a pas de chloroplastes. Il renferme uniquement des mitochondries et des chondriocontes très courts et particulièrement abondants (Pl. II; fig. 3 à 5).

Bien entendu, cet état d'équilibre est atteint de façon différente selon la constitution cytologique de la cellule initiale. Si les chloroplastes y sont présents, ils persistent dans les cellules pariétales et régressent dans les cellules profondes. S'ils sont absents, c'est au niveau des cellules profondes que le chondriome demeure inchangé, tandis que des chloroplastes se différencient à ses dépens dans les cellules superficielles.

Bien que, a priori, rien ne s'oppose à ce que des chloroplastes différenciés persistent dans l'œuf mûr ou s'y forment aux dépens des chondriosomes, il paraît que les éléments décrits comme tels par divers auteurs doivent être rapportés à des déformations pathologiques du chondriome, qui, dans l'œuf non fécondé, se vésicule et s'altère avant de disparaître. Il est également possible que des chloroplastes se différencient dès après la fécondation; mais aucune étude de ces stades n'a été réalisée.

Les vacuoles sont petites et nombreuses dans la cellule initiale renflée en papille (Pl. II; fig. 1 et 2). Peut-être cet aspect succède-t-il à un étirement en réseau analogue à celui que j'ai décrit au début du développement de l'organe mâle. Ces vacuoles sont plus nombreuses et plus grandes à la base de la cellule. Elles sont, au contraire, moins nombreuses et plus petites vers son sommet. Cette polarisation du vacuome, qui traduit l'abondance plus marquée du protoplasme vers la région apicale, est évidemment en rapport avec l'accroissement apical de l'organe qui se manifeste par la suite. Plus tard, dans les cellules pariétales, les vacuoles reprennent les dimensions et l'aspect qu'elles ont normalement dans la cellule adulte. Dans l'œuf, elles sont toujours arrondies, peu nombreuses et uniformément réparties.

Aucune trace de corps gras ne se manifeste au cours de l'évolution de l'organe femelle.

§ 5. Le sporophyte des Mousses. La genèse du sporophyte à partir de l'œuf fécondé est mal connue. Les débuts de son évolution n'ont pas été suivis par les cytologistes qui avaient surtout pour but l'étude de la sporogenèse. En fait, les premiers stades décrits correspondent à la différenciation du massif initial sporogène ou archesporium.

A ce moment, le sporophyte est constitué par un placenta plongeant dans les tissus du gamétophyte et par le sporogone proprement dit. Les structures de ces deux régions sont quelque peu différentes. Le placenta est en effet caractérisé par l'absence d'épiderme, remplacé, à son niveau, par une assise de cellules à peu près cubiques, régulières et à paroi épaisse vers l'extérieur. Cette paroi, malgré son épaisseur, ne présente aucune ponctuation permettant au protoplasme des cellules embryonnaires d'entrer en rapport immédiat avec le protoplasme des cellules de l'organisme maternel. Il n'y a pas de plasmodesmes. Le sporophyte est, à cet égard, absolument indépendant du gamétophyte. A partir de cette assise, et vers la région centrale du placenta, les plastes apparaissent peu à peu, tandis que les mitochondries diminuent en nombre. Cependant les éléments du plastome demeurent petits et ne sécrètent pas d'amidon.

Le pédoncule du sporogone se réduit, lui-aussi, schématiquement à une topographie analogue. Une assise superficielle, l'épiderme, entoure un massif de cellules profondes. Mais, ici, le plastome est partout

PLANCHE III

- fig.** 1 *Mnium punctatum*. Cellule spermatogène appartenant aux premières générations (Fix. de Regaud) — Les chloroplastes se sont étirés en chondriocônes plus ou moins irréguliers.
- 2 et 3 *Mnium punctatum*. Cellules spermatogènes; deux stades ultérieurs (Fix. de Regaud) — Les chondriocônes s'égrenent en tronçons isodiamétriques.
- 4 *Mnium affine*. Cellule spermatogène (Fix. de Regaud) — Stade des chondriomites.
- 5 à 7 *Mnium punctatum*. Spermatides à divers stades évolutifs (Fix. de Regaud) — Les mitochondries se condensent d'abord en grain peu nombreux et assez gros, puis en un corps mitochondrial unique situé à l'extrémité du noyau.
- 8 *Mnium punctatum*. Spermatide à un stade ultérieur (Fix. de Regaud) — Le corps mitochondrial a sécrété un grain d'amidon.
- 9 *Mnium punctatum*. Spermatozoïde jeune (Fix. de Regaud) — Le grain d'amidon sécrété par le corps mitochondrial est en voie de résorption.
- 10 *Mnium punctatum*. Spermatozoïde plus âgé (Fix. de Regaud) — Le grain d'amidon est complètement résorbé.
- 11 *Mnium affine*. Cellules spermatogènes (Fix. de Regaud) — Chondriocônes, chondriomites et mitochondries.
- 12 *Mnium affine*. Cellules spermatogènes appartenant aux dernières générations (Fix. de Regaud) — Stade du chondriome homogène.
- 13 *Funaria hygrometrica*. Spermatides (Fix. de Regaud) — Corps mitochondrial amyliifère. Exceptionnellement deux grains d'amidon peuvent être sécrétés.
- 14 *Mnium affine*. Spermatides (Imprégnation urano-argentique de Cajal) — L'appareil de Golgi (vacuome) est imprégné par l'argent. On reconnaît dans certains cas, à côté de lui, le corps mitochondrial moins vivement coloré.
- 15 et 18 *Mnium spinosum*. Cellules spermatogènes à divers stades (Fix. de Regaud) — Chondriome granuleux homogène.
- 19 *Mnium punctatum*. Spermatide jeune (Rouge neutre) — Le vacuome érythrophiile est représenté en noir.
- 20 *Mnium punctatum*. Spermatozoïde plus âgée (Rouge neutre) — La vésicule amyliifère est apparue aux cotés de la vacuole érythrophile.
- 21 et 22 *Mnium punctatum*. Spermatide plus âgée et spermatozoïde jeune (Rouge neutre) — La vacuole érythrophile est résorbée. La vésicule amyliifère est encore visible.
- 23 *Mnium punctatum*. Spermatide jeune (Eau iodée) — Avant l'apparition de la vésicule amyliifère, le noyau, coloré par l'iode, est latéral.
- 24 et 25 *Mnium punctatum*. Spermatide plus âgée et spermatozoïde jeune (Eau iodée) — Les grains d'amidon de la vésicule sont colorés en noir par l'iode.
- 26 *Polytrichum formosum*. Spermatide (Rouge neutre) — La vacuole érythrophile, colorée par le rouge neutre est représentée en noir.
- 27 *Polytrichum formosum*. Spermatide (Rouge neutre) — Vacuoles érythrophiles multiples.
- 28 et 29 *Polytrichum formosum*. Spermatozoïdes jeunes (Rouge neutre) — La vacuole érythrophile régresse. La vésicule amyliifère a fait son apparition.
- 30 *Polytrichum formosum*. Spermatozoïde plus âgé (Rouge neutre) — La vacuole érythrophile a complètement disparu.
- 31 *Mnium affine*. Spermatozoïde au moment de l'émission (Frottis) — On distingue le corps mitochondrial incomplètement régressé, et le blépharoplaste suivant le bord convexe de la spirale nucléaire.
- 32 *Marchantia polymorpha*. Cellules spermatogènes appartenant aux premières générations (Fix. de Regaud) — Stade des chondriocônes.
- 33 *Marchantia polymorpha*. Cellule spermatogène à un stade ultérieur (Fix. de Regaud) — Chondriome granuleux.
- 34 *Fegatella conica*. Cellule spermatogène à un stade avancé (Fix. de Regaud) — Chondriome granuleux homogène.
- 35 *Fegatella conica*. Spermatide vue de face (Fix. de Regaud) — Les grains mitochondriaux confluent et donnent des grains moins nombreux et plus gros.
- 36 *Fegatella conica*. Une paire de spermatides vue de profil (Fix. de Regaud) — Même stade.
- 37 *Pellia Fabbroniiana*. Cellules spermatogènes appartenant aux premières générations (Fix. de Regaud) — Plastes, chondriocônes et mitochondries.
- 38 *Pellia Fabbroniiana*. Cellule spermatogène à un stade plus avancé (Fix. de Regaud) — Chondriome granuleux homogène.
- 39 *Pellia Fabbroniiana*. Spermatides vues de profil (Fix. de Regaud) — Le corps mitochondrial est en voie d'organisation.
- 40 *Pellia Fabbroniiana*. Spermatides plus évoluées (Fix. de Regaud) — Le corps mitochondrial est organisé.
- 41 *Pellia Fabbroniiana*. Spermatides à un stade plus avancé (Fix. de Regaud) — On distingue le corps mitochondrial, le noyau, et, peut-être, le blépharoplaste.
- 42 et 43 *Pellia Fabbroniiana*. Spermatides au stade du corps mitochondrial (Fix. de Champy) — Noter l'aspect du noyau, et comparer avec la figure 40.
- 44 *Fegatella conica*. Spermatozoïde adulte (Frottis) — On distingue le blépharoplaste réduit à un court bâtonnet antérieur.

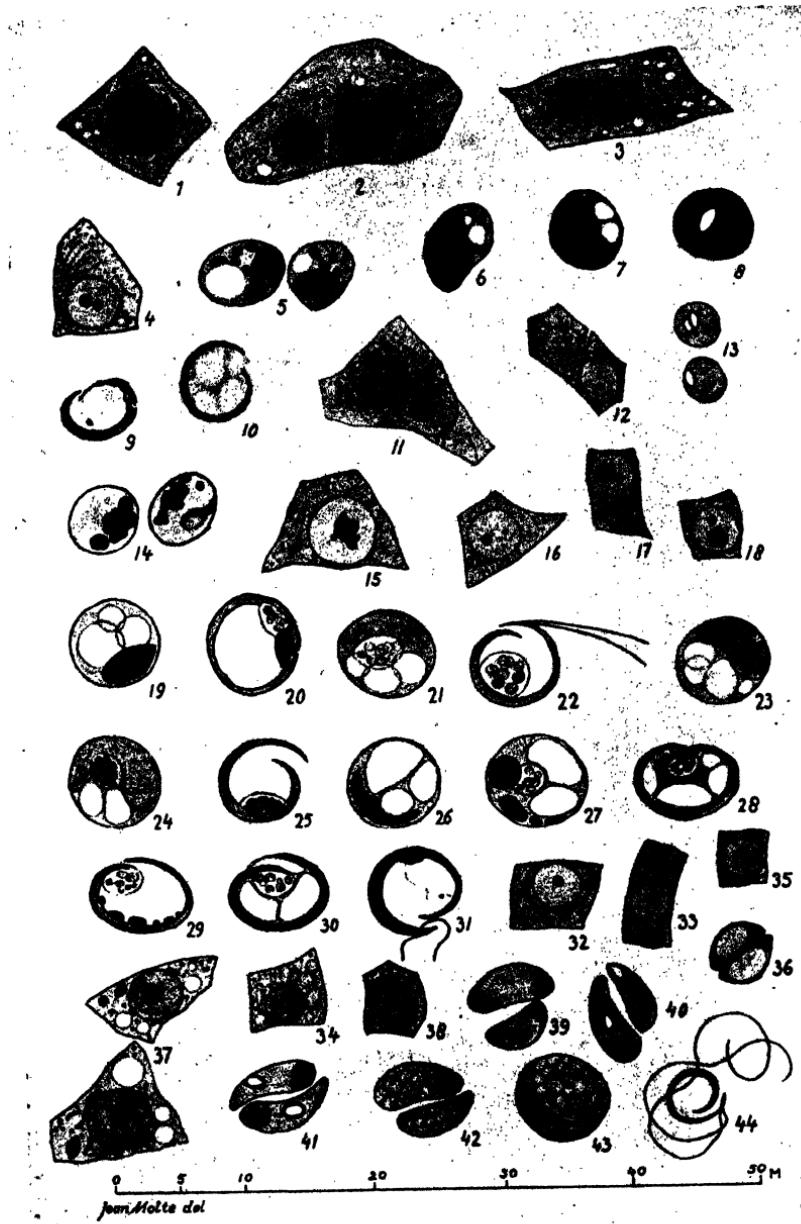


Planche III

Les Hépatiques.

§ 6. Le Gamétophyte des Hépatiques. On connaît mal, chez les Hépatiques, la structure cytologique de la cellule apicale, ou du groupe apical de cellules, dont dérive le gamétophyte. Les descriptions qui en ont été fournies sont incomplètes, et, le plus souvent, superficielles. Elles mériteraient d'être revues. Il reste néanmoins, dès maintenant, acquis qu'un plastome différencié peut être présent dans la cellule génératrice, mais que, dans certains cas, il fait défaut au niveau du méristème apical, et est alors remplacé par des chondriocistes.

Ces observations, contradictoires en apparence, corroborent, en réalité, les faits observés chez les Mousses, et suggèrent que le chondrioplastome des Hépatiques manifeste lui aussi des possibilités structurales diverses, réalisant tantôt le complexe plaste-mitochondrie, tantôt le complexe chondriconte-mitochondrie. L'évolution ultérieure de chacun de ces deux types s'Imagine aisément. Elle a lieu, vraisemblablement selon des processus analogues à ceux que j'ai décrits chez les Mousses. Dans tous les cas, soit que les plastes dérivent les uns des autres par bipartition, soit qu'ils se différencient à partir de chondriocistes ou à partir de mitochondries, les cellules, au stade adulte, présentent, côte à côte, un plastome et un chondriome désormais indépendants.

Le vacuome n'est pas mieux connu que le chondrioplastome. En fait, les études qui l'ont eu précisément pour objet se réduisent à peu de chose, et notent simplement la présence de vacuoles dans la cellule apicale. Elles y seraient arrondies. Pourtant il semble qu'elles puissent prendre, au moins dans le méristème apical, l'aspect d'un réseau irrégulier insinué à travers les autres éléments constitutifs du cytoplasme. Mais, ici encore, ces divers aspects évolutifs aboutissent au même état d'équilibre caractérisant la cellule adulte. Le diamètre des vacuoles augmente avec l'âge, à mesure que leur nombre décroît, et,

en définitive, le vacuome se réduit à une cavité unique, mais très grande, occupant le centre de la cellule.

Mais le vacuome, un peu négligé en tant que système autonome, a été au contraire, étudié avec plus d'intérêt dans ses rapports avec les oléocorps. Ceux-ci sont les éléments morphologiquement figurés, spécifiquement constants, et dont le rôle est mal établi. En fait, la nature de leur substance constitutive fondamentale, leur localisation cytologique ou histologique, leur évolution vers un type adulte d'aspect défini, suggèrent l'idée qu'il n'y a là rien d'autre qu'un appareil sécréteur d'essence, analogue, *mutatis mutandis*, à ceux que l'on rencontre chez les végétaux supérieurs. Mais leur origine est obscure, et il ne semble pas que de grands progrès aient été réalisés dans ce sens. L'opinion d'une filiation à partir des chloroplastes paraît, il est vrai, à peu près définitivement abandonnée. Mais le débat est loin d'être clos, car, quoique les partisans d'une apparition spontanée dans le protoplasme soient les plus nombreux, la théorie d'une naissance intravacuolaire ne reste pas sans défenseurs. Cette dernière hypothèse a pour elle le fait que, l'essence constituant l'oléocorps est presque constamment accompagnée de tanin dont l'origine vacuolaire est noatoire. Par ailleurs, bien que le nombre de ses partisans plaide, a priori, en faveur de la première façon de voir, il ne faut pas oublier que d'assez grandes divergences s'y manifestent dans la description du processus génétique donnant naissance aux oléocorps. Il est, dans ces conditions, évidemment difficile, et sans doute prématuré de conclure. Il faut attendre pour celà que d'autres recherches aient apporté les éléments de discrimination qu'on est encore en droit d'attendre.

Il paraît du moins acquis que les oléocorps manquent dans la cellule apicale, et que, dans les cellules adultes, ils sont constitués par une huile essentielle fréquemment associée à du tanin.

A côté des oléocorps se trouvent, comme chez les Mousses, des corps gras à l'état de gouttelettes intra-protoplasmiques. Ils ont vraisemblablement la même origine et la même destinée.

§ 7. L'élément mâle des Hépatiques. Aucun détail cytologique précis n'a été fourni sur la cellule initiale anthéridienne. Il paraît vraisemblable qu'elle peut, comme chez les Mousses, renfermer des mitochondries associées, soit à des chloroplastes, soit à des chondrio-

contes. Un fait est, dans tous les cas, certain. C'est que, si les plastes manquent dans la cellule initiale, ils apparaissent rapidement et sont présents dans l'anthéridie jeune.

Celle-ci est alors constituée par un massif de cellules à protoplasme dense, renfermant, côté à côté, un chondriome abondant et des chloroplastes relativement petits. A ce moment les cellules pariétales et les cellules profondes se différencient les unes des autres. Les premières varient peu. Elles accentuent simplement leurs caractères de cellule adultes. Leurs chloroplastes se développent et sécrètent de l'amidon. Au contraire, les cellules profondes constituant le massif spermatogène, deviennent de plus en plus embryonnaires, et, au cours de la série de générations précédant la formation des spermatides, subissent, quant à leur plastome, une régression analogue à celle que j'ai indiquée chez les Mousses. Les chloroplastes s'étirent parallèlement au noyau (Pl. III; fig. 32 et 37), se fragmentent en grains isodiamétriques en tout semblables aux grains mitochondriaux (Pl. III; fig. 33), et se mêlent à ces derniers, en sorte que, les dernières générations spermatogènes n'offrent plus à considérer qu'un chondriome granuleux parfaitement homogène (Pl. III; fig. 34 et 38).

Le fuseau de la dernière génération spermatogène est obliquement situé dans la cellule. Il s'ensuit que les spermatides ont une section triangulaire. Leur noyau est hémisphérique, et les remplit presque totalement. Leur protoplasme est donc réduit à une mince pellicule plus épaisse au niveau des angles où se groupent les chondriosomes. Ils y apparaissent peu nombreux, irréguliers et plus gros que dans les cellules appartenant aux générations précédentes (Pl. III; fig. 35, 36 et 39). Cet aspect est dû, ici encore selon toute vraisemblance, à un fusionnement partiel des éléments du chondriome, car tous ces amas irréguliers finissent par se réunir en un corps mitochondrial unique, régulièrement ovalaire, et creusé d'assez bonne heure d'une cavité centrale correspondant à un grain d'amidon (Pl. III; fig. 40 et 41). Mais, contrairement à ce qui se passe chez les Mousses, c'est le corps mitochondrial tout entier qui s'emploie à l'élaboration du noyau amyloacé. Ce corps mitochondrial persiste dès lors durant la transformation de la spermatide en spermatozoïde. Lorsque le noyau s'allonge, il s'applique sur le bord interne de la spirale nucléaire. Il y demeure assez longtemps inchangé. Toutefois, lorsque le gamète mâle approche de sa maturité, il diminue légèrement de volume, et, au moment où le sper-

matozoïde mûr est mis en liberté, il paraît avoir complètement disparu.

On connaît mal encore l'évolution du vacuome. Son origine même n'a pas été précisée, et ses premiers stades au cours de la spermatogénèse n'ont pas été décrits. Il ne paraît cependant pas qu'ils doivent différer beaucoup du type évolutif réalisé chez les Mousses. A tout le moins l'existence de vacuoles dans les diverses régions de l'anthéridie est certaine. Elles se transmettent normalement de cellule à cellule, et diminuent en nombre et en diamètre dans le tissu spermatogène à mesure que celui-ci avance en âge. Elles se retrouvent dans la spermatide, mais les modifications qu'elles peuvent subir lorsque cette cellule se transforme en spermatozoïde n'ont pas été étudiées. Lorsque l'élément mâle est mûr, elles sont localisées au niveau de la vésicule protoplasmique. Elles disparaissent avec elle, et le spermatozoïde, au moment de la fécondation, en paraît privé.

Aucun oléocorps, dans aucun cas et sous aucune forme, ne se retrouve dans le tissu spermatogène. Les quelques éléments osmio-réducteurs que l'on y rencontre, d'ailleurs accidentellement, paraissent correspondre aux inclusions graisseuses banales, généralement présentes dans les tissus dont le métabolisme est actif. Il n'en existe aucune trace dans le spermatozoïde mûr.

§ 8. L'élément femelle des Hépatiques. Les études cytologiques récentes dont les Hépatiques ont été l'objet font peu de cas de la constitution de l'archégone et de l'œuf. Il ne paraît d'ailleurs pas qu'ils diffèrent beaucoup du type décrit chez les Mousses.

La cellule initiale se renfle en papille. Elle possède alors un protoplasme dense, et, comme toujours en pareil cas, plus dense vers l'extrémité distale qui devient, pour un temps plus au moins long, le pôle génératrice de l'organe (Pl. II; fig. 6). A ce stade, le chondriome est, au moins chez les espèces étudiées, uniquement constitué par des mitochondries et des chondrocontes. Il n'y a pas de chloroplastes. Il paraît cependant raisonnable d'admettre que le complexe plastide mitochondrie puisse être réalisé; mais ce serait, dans le cas présent, plutôt l'exception que la règle.

La cellule initiale, par des cloisonnements répétés, engendre un massif cellulaire de constitution cytologique analogue. Ce massif, en

forme de bouteille, différencie une paroi réduite à une assise qui entoure quelques cellules disposées en file selon l'axe de l'organe. La plus inférieure de ces cellules est l'œuf.

Les cellules de la paroi évoluent vers le type adulte. Mais cette évolution, très marquée en ce qui concerne le rapport nucléo-plasmique et l'aspect général du cytoplasme, l'est beaucoup moins en ce qui concerne le chondrioplastome. En fait, les chloroplastes demeurent très petits et même dans certains cas ne se différencient pas, en sorte que les cellules pariétales, quoique physiologiquement adultes, conservent un chondrioplastome embryonnaire du type chondriocontemitochondrie.

La cellule centrale constituant l'œuf, est nettement différente des autres par sa forme ovoïde et ses dimensions beaucoup plus grandes. Le protoplasme est dense, et renferme des mitochondries et des chondriocites sinués et enchevêtrés, extrêmement abondants (Pl. II; fig. 7 et 8). Ici encore, la présence de chloroplastes, substitués aux chondriocites, est possible. Mais il semble que les descriptions concluant à leur existence dans l'œuf mériteraient d'être revues. Les formes de dégénérescences du chondriome, constantes dans les œufs vieillissant sans fécondation, prêtent en effet à des erreurs d'interprétation faciles.

L'évolution du vacome est mal connue. Il existe partout, mais on n'en sait rien de précis, sinon le fait banal que les vacuoles sont plus nombreuses et plus petites dans les cellules jeunes et dans l'œuf, réduites en nombre, au contraire, et plus grandes dans les cellules réalisant le type adulte. Chez ces dernières, des vacuoles spécialisées dans l'accumulation de composés phénoliques se rencontrent assez fréquemment. Elles paraissent quelquefois coexister dans la même cellule avec des vacuoles optiquement vides. Il peut s'agir d'un phénomène analogue à celui que j'ai décrit dans la spermatogénèse des Mousses.

Des corps osmiophiles sont présents dans toutes les cellules, y compris l'œuf (Pl. II; fig. 22), sous forme de grains arrondis, légèrement irréguliers en diamètre, et nombreux. Ils sont intra-protoplasmiques. Ils se transmettent évidemment de cellule à cellule au moment de la division, mais leur néoformation à chaque instant n'est pas douteuse. Si l'on ajoute à celà qu'ils sont, de façon évidente, morphologiquement

différents des oléocorps, présents dans le thalle de l'hépatique, on est conduit à leur attribuer la valeur de ces corps gras intra-protoplasmatiques banaux si souvent décrits ailleurs. Mais, quelle que soit la vraisemblance de cette hypothèse, il ne faut actuellement l'admettre qu'avec les réserves imposées par la pénurie de documents fournis à cet égard.

§ 9. Le Sporophyte des Hépatiques. Le sporophyte est, chez les Hépatiques, moins différencié que chez les Mousses, mais aussi plus varié dans sa forme. C'est toujours un massif cellulaire généralement arrondi, tantôt plongé de toute part dans les tissus du gamétophyte, tantôt porté par un pédoncule inférieurement terminé par un placenta. L'archesporium est constitué par un massif cellulaire central, sphérique, hémisphérique, ou en forme de calotte apicale doublant intégralement l'assise superficielle du sporange.

Les premiers stades de l'embryogenèse sont mal connus. Ils mériteraient cependant d'être exactement suivis, et sans idée préconçue. On pourrait en tirer un enseignement à l'égard de la cytologie de l'œuf, et préciser la façon dont apparaissent les chloroplastes. Dans tous les cas, quelle que soit leur genèse, soit qu'ils naissent de plastes pré-existants, soit qu'ils se différencient aux dépens de chondriosomes, ils existent de très bonne heure dans le sporogone jeune. Lorsque l'archesporium se différencie, ce qui a lieu très tôt, les cellules superficielles (Pl. II; fig. 19) renferment un chondriome abondant et quelques petits chloroplastes peu amyloïdes; les cellules profondes (Pl. II; fig. 20), renferment d'assez nombreux chloroplastes de dimensions assez grandes et quelques mitochondries; les cellules archesporiales enfin (Pl. II; fig. 21), renferment un chondriome granuleux parfaitement homogène, sans aucun chloroplaste présent. Le processus évolutif aboutissant à ce dernier type cytologique est malheureusement obscur. Il est vraisemblable que les divisions répétées subies par les chondriocites ou les chloroplastes les amènent à acquérir la même dimension que celle des mitochondries dont ils ne se distinguent plus désormais. Une pareille interprétation permettrait, en admettant une régression moins poussée, d'expliquer la présence de chloroplastes dans le tissu sporogène. Mais les travaux concluant à leur existence dans ce tissu pèsent à bien des égards, et ne peuvent être acceptés que sous réserve d'un sérieux contrôle.

Dans tous les cas, l'évolution inverse se produit de façon plus ou moins précoce. A partir du chondriome homogène, et par simple hypertrophie des grains préexistants, des chloroplastes se différencient, soit dans le sporocyte, soit dans la spore, soit dans le jeune protonema.

Le vacuome n'a pas été spécialement étudié. Il ne paraît d'ailleurs offrir aucun intérêt spécial. Il est, comme toujours, formé de vacuoles d'autant plus grandes et d'autant plus abondantes que la cellule considérée se rapproche davantage du type adulte.

Des éléments osmiophiles sont présents partout, mais, dans aucun cas, ne représentent d'oléocorps proprement dits. Ils sont sphériques, irréguliers en diamètre, et souvent assez volumineux dans les cellules pariétales et profondes. On les retrouve, avec les mêmes caractères, au niveau de l'archesporium, où ils sont moins nombreux et de dimensions plus réduites. Ils se transmettent de cellule à cellule jusqu'à la spore où ils sont abondants et souvent relativement gros. Le fait qu'on les retrouve avec les mêmes caractères chez *Anthoceros* où les oléocorps font défaut, incline à les considérer comme des éléments analogues à ceux que l'acide osmique et le sudan mettent en évidence dans la spore des Mousses et dont nous avons noté le rôle probable de substances de réserve. Mais il est impossible de rien affirmer tant qu'une étude cytochimique de ces corps n'aura pas été réalisée.

CHAPTER VII

KARYOLOGIE

von

K. HÖFER (Frankfurt a. M.)

§ 1. Kurze Geschichte und wichtigste Literatur: Es erscheint unnötig, hier eine vollständige Bibliographie zur Karyologie der Moose zu geben. Die bis zu den Jahren 1921/22 vorliegenden Forschungsergebnisse, die den Zellkern der Bryophyten betreffen, hat TISCHLER im Rahmen seiner „Allgemeinen Pflanzenkaryologie“ an geeigneten Stellen der einzelnen Kapitel zusammengestellt.

JEAN MOTTE's (1928) umfangreicher Beitrag zur zytologischen Kenntnis der Moose berichtet ausführlich über den Zellkern der Laub- und Lebermose auf Grund eigener Forschung und weitgehender Literaturstudien. Alle Organe und Gewebe in ihrer Entwicklung werden zytologisch (und karyologisch) untersucht.

F. v. WETTSTEIN bringt in einem Referate über genetische Untersuchungen an Moosen in der *Bibliographia Genetica* (1925) in gedrängter Form auch zytologische Grundlagen und gibt im Literaturverzeichnis die einschlägige Literatur an.

Schließlich gibt noch K. BĚLAŘ (1928) im Handbuch der Vererbungswissenschaft zu den zytologischen Grundlagen der Vererbung bei Tieren und Pflanzen ein ausführliches Literaturverzeichnis, in dem auch die Karyologie der Moose nicht zu kurz kommt.

An den genannten Orten finden wir die Literatur verzeichnet: Zytologische oder speziell karyologische Untersuchungen, Chromosomenstudien u. a. direkt karyologisch gerichtete Forschungen. Aber auch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen (Organentwicklungen, Spermatogenesis, Oogenesis, Befruchtung und Sporogonentwicklung, Sporogonesis) und genetische Untersuchungen bringen Angaben über den Zellkern.

Der Hinweis auf die vier vorliegenden Literaturlisten erklärt es, daß im Laufe unserer folgenden Ausführungen auf Vollständigkeit der Literaturangaben verzichtet und hauptsächlich die neuere wichtige Literatur angegeben wird, die wiederum zu den einzelnen Fragen besondere Literaturhinweise bringt.

- ALLEN, Ch. E.**, 1912: Cellstructure, growth and division in the antheridia of *Polytrichum juniperinum*. Archiv f. Zellforschung 8, 121—188. —, 1917: A chromosome difference correlated with sex-differences in *Sphaerocarpus*. Science N. Ser. 46, 466—467. —, 1919: The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpus*. Proc. Amer. Phil. Soc. 58, 289—316. —, 1926: The direct results of mendelian segregation. Proc. Nat. Acad. of Sc. 12, 2—7.
- ALLISTER, Mc. Fr.**, 1928: Sex ratio and chromosomes in *Riccia Curtisiae*. Bull. Torr. Bot. Club 55, 1—10.
- BAGCHEE, Kr.**, 1924: The spermatogenesis of *Anthoceros laevis*. Ann. of Botany 38, 105—111.
- BELÄR, K.**, 1928: Die zytologischen Grundlagen der Vererbung. Handbuch der Vererbungswissenschaft, herausgeg. v. E. Baur u. M. Hartmann, Bd. 1. Berlin, Bornträger.
- BLAIR, M. C.**, 1926: Sporogenesis in *Reboulia hemisphaerica*. Bot. Gaz. 81, 377—400.
- BLEIER, H.**, 1925: Chromosomenstudien b. d. Gattung *Trifolium*. Jahrb. f. wiss. Bot. 64.
- BORNHAGEN, H.**, 1926: Die Regeneration (Aposporie) des Sporophyten v. *Anthoceros laevis*. Biol. Zentralbl. 46, 578—586.
- BRYAN, G. S.**, 1920: The fusion of ventral canal cell and egg in *Sphagnum subsecundum*. Americ. Journ. of Bot. 7, 223—230.
- CZURDA, V.**, 1930: Ein Objekt für die Dauerbeobachtung der Vorgänge in der lebenden grünen Pflanzenzelle. Protoplasma 10, 356—362.
- HAASE-BESSELL, G.**, 1928: Karyologische Untersuchungen an *Anthurium Andraeanum* etc. Planta 6, 767—789.
- HEITZ, E.**, 1925: Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei der Regeneration. Ztschr. f. Zellforschung u. mikr. Anatomie 2. —, 1925/26: Der Nachweis der Chromosomen. Ztschr. f. Bot. 18, 625—681. —, 1927: Über multiple u. aberrante Chromosomenzahlen. Abh. d. naturwiss. Ver. Hamburg 21, 3./4. Heft, 48—58. —, 1928a: Der bilaterale Bau der Geschlechtschromosomen u. Autosomen bei *Pellia Fabroniana* etc. Planta 5, 725—768. —, 1928b: Das Heterochromatin der Moose I. Jahrb. f. wiss. Bot. 69, 762—818. —, 1929: Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 47, 274—284. —, 1931: Die Ursache der gesetzmäßigen Zahl, Lage, Form und Größe pflanzlicher Nukleolen. Planta 12, 775—844.
- HÖFER, K.**, 1928: Beiträge zur Karyologie der Moose. Jahrb. f. wiss. Bot. 69, 687—761.
- HOLFERTY, G. M.**, 1904: The archegonium of *Mnium cuspidatum*. Bot. Gaz. 37, 106—126.
- HUBER, A.**, 1927: Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. Jahrb. f. wiss. Bot. 66, 359—380.
- JOHNSON, D. S.**, 1929: Development of antheridium and spermatozoid in *Plagiochila adiantoides*. Bot. Gaz. 88, 38—62.
- KATER, Mc. J. A.**, 1929: Structure of the nucleolus in root tip cells of *Nicotiana longiflora*. Univ. Calif. Publ. Bot. 14, 319—322.
- KLIENECKER, E.**, 1917: Über die Größe und Beschaffenheit der Zellkerne mit beson-

- derer Berücksichtigung der Systematik. Beihefte z. bot. Zentralblatt 35, Abt. I, 219—278.
- LIEHR, O., 1916: Ist die angenommene Verwandtschaft der Helobiae und Polycarpiae auch in ihrer Cytologie zu erkennen? Beiträge z. Biologie d. Pflanzen 18, 135—218.
- LORBEER, G., 1927: Untersuchungen über Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. Ztschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre 44, 1—109. —, 1930: Geschlechtsunterschiede im Chromosomensatz und in der Zellgröße bei *Sphaerocarpus Donnellii*. Ztschr. f. Botanik 23 (Oltmanns-Festschrift) 932—956.
- MARCHAL, E., 1912: Recherches cytologiques sur le genre *Amblystegium*. Soc. Roy. de Bot. Belgique 51, 189—203.
- MÜNTZING, A., 1927: Chromosome number, nuclear volume, and pollen grain size in *Galeopsis*. Hereditas 10, 241—260.
- MOTTE, J., 1928: Contribution à la connaissance cytologique des muscinées. Ann. Sc. Nat. Bot., Sér. X, t. III.
- PELTÄUF, A., 1928: Die Lebendfärbung von Zellkernen. Sitzungsber. d. Akad. zu Wien Math.-naturw. Klasse 137, Abt. I, Heft 9, S. 691 ff.
- POTTIER, J., 1921: Recherches sur le développement de la feuille des mousses. Ann. d. Sc. Nat. Bot., X. Sér., t. III. —, 1925: Nouvelles recherches sur le développement de la feuille des muscinées. Bull. de la Soc. Bot. de France 72, 1—60.
- RICKETT, H. W., 1923: Fertilization in *Sphaerocarpus*. Ann. of Bot. 37, 225—259.
- SAPEHIN, A. A., 1913: Untersuchungen über die Individualität der Plastide. — Beweis der Individ. d. Pl. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 31, 14—16 u. 321—324.
- SCHACKE, M. A., 1919: A chromosome difference between the sexes of *Sphaerocarpus texanus*. Science n. ser. 49, 218—219.
- SCHAEDE, R., 1928: Vergleichende Studien über Cytoplasma, Kern und Kernteilung im lebenden u. im fix. Zustand. Protoplasma 3, 145—190. —, 1929: Über das Verhalten des Nukleolus während der Kernteilung. Protoplasma 5, 41—54.
- SCHRADER, FR., 1928: Die Geschlechtschromosomen. In: Zellen- und Befruchtungslehre. Berlin, Bornträger.
- SCHRATZ, 1927: Über Korrelationen zwischen Zellgröße und Chloroplastenmasse bei Moosen. Jahrb. f. wiss. Bot. 66.
- SCHÜRHOFF, P. N., 1918: Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. Flora N. F. 10, 52—66.
- SCHWARZENBACH, M., 1926: Regeneration und Aposporie bei *Anthoceros*. Diss. Zürich. Archiv Jul. Klaus-Stiftung 2, 91—141.
- SCHWEIZER, J., 1923: Polyploidie und Geschlechterverteilung bei *Splachnum sphaericum*. Flora N. F. 16, 725 ff.
- SHOWALTER, A. M., 1921: Chromosomes of *Conocephalum conicum*. Bot. Gaz. 72, 245—249. —, 1923: The chromosomes of *Riccardia pinguis*. Am. Journ. of Bot. 10, 170/171. —, 1926: Fertilization in *Riccardia pinguis*. Ann. of Bot. 40, 713—726. —, 1927: Fertilization in *Fossombronia angulosa*. Ann. of Bot. 41, 37—46. —, 1928: The chromosomes of *Pellia Neesiana*. Proc. of the Nat. Acad. of Sciences 14, 63—66.
- TISCHLER, G., 1921/22: Allgemeine Pflanzenkaryologie, in: Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, Bornträger. —, 1927: Pflanzliche Chromosomenzahlen in: Tabulae Biologicae Bd. V. Berlin, W. Junk, 1929.
- WETTSTEIN, F. v., 1924: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose I. Ztschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 38. —, 1928: Dasselbe, II. Teil. Bibliotheca genetica 10. —, 1925: Genetische Untersuchungen an Moosen, (Musci und Hepaticae). Bibliographia genetica 1, 1—38.

WOODBURN, W. L., 1915: Spermatogenesis in *Mnium affine* var. *ciliaris*. Ann. of Bot. 29, 441—456. —, 1922: Spermatogenesis in *Asterella hemisphaerica*. Ann. of Bot. 36, 535—539.

ZIRKLE, C., 1928: Nucleolus in root tip mitosis in *Zea Mays*. Bot. Gaz. 86, 402—418.

§ 2. Struktur des Zellkerns — Methoden — Terminologie. Die Lebendbeobachtung — wo sie in den Zellen der Blätter, des Protonemas, des Stammscheitels, der Antheridien, Archegonien, Paraphysen, des Kapselgewebes möglich ist — zeigt uns den Zellkern der Moose als ein durchscheinendes Bläschen mit regelmäßiger, mehr oder weniger feiner Granulation. Der Nukleolus erscheint darin als stark lichtbrechendes Kugelchen. Angaben über die Ermöglichung der Lebendbeobachtung bei CZURDA (1930), HEITZ (1925, 1928), HÖFER (1928), MOTTE (1928).

Über diese sehr einfache morphologische Struktur des lebenden Ruhekernes vegetativer Mooszellen herrscht Einheitlichkeit der Angaben in Wort und Bild. Die von MOTTE (1928) und HEITZ (1928) nach lebend beobachteten Zellkernen gezeichneten Tafeln zeigen die gleiche Körnchenstruktur, die ich (1928) angegeben habe.

Ein Zusatz von 1 % Chromsäure oder 1 % Chrom-Essigsäure zu dem lebend beobachteten Objekt lässt im Augenblicke der Einwirkung die Kontur und eine Körnelung des Kernes deutlicher werden. Nach kurzer Zeit aber erscheint der nunmehr fixierte Kern homogen, nur der Nukleolus ist zu unterscheiden. Ob bei dieser Beobachtung der Fixierung die vital präformierte Struktur deutlicher geworden ist, um gleich darauf zerstört zu werden, oder ob die deutlichere Granulation schon Fällungsprodukte darstellte, kann nicht entschieden werden.

Versuche zur Vitalfärbung der Kerne in Protonemazellen habe ich (1930, unveröffentlicht) unter Benutzung der bei PELTAUF (1928) angegebenen Methoden angestellt. Erfolge wurden nicht erzielt. MOTTE wendet bei seinen Lebendbeobachtungen gerne Vitalfärbsungen an, aber nicht solche, die den Kern treffen.

Nach Lebendbeobachtung und Vitalfärbung wären kurzefahren zu nennen, die es ermöglichen, in Zellen der Moosblätter, der Protonemata, dünner Schnitte durch die Kapsel etc. die schwer oder überhaupt nicht sichtbaren Kerne schnell hervortreten zu lassen. Es handelt sich um kurze Fixierung und Färbung in toto unter Ausschaltung der Mikrotomtechnik. HEITZ (1925/26), HÖFER (1928),

POTTIER (1921) und SCHRATZ (1927) geben solche Verfahren an.

Die nach den herkömmlichen Mikrotomverfahren fixierten und gefärbten Präparate zeigen in den meristematischen Zellen entweder einen völlig homogenen, durchsichtigen Kern mit dunkel gefärbtem Nukleolus oder eine fein punktierte Außenzone um den Kernkörper. Hierzu vergl. die Bilder und Ausführungen bei POTTIER (1921, 1925), HÖFER (1928) und MOTTE (1928). Ob in beiden Fällen das Bild der zugrunde liegenden Struktur wirklich entspricht, steht in Frage (HÖFER, 1928, S. 697). Sowohl bei sehr feiner Verteilung des Chromatins im Dispersionsmittel (TISCHLER, S. 48 ff u. 58 ff), wobei diese Struktur durch die Färbung nicht wiedergegeben würde, als auch bei Zerstörung der ursprünglichen Struktur durch das Fixierungsmittel (vgl. oben, Beobachtung der Fixierung) kämen der Wirklichkeit nicht entsprechende Bilder zustande.

Es sei hier bereits erwähnt, daß vielfach in den Zellkernen der Bryophyten starke kolloidale Entmischungen besonderer Art, lokale Differenzierungen, während der Interphase der Teilungen und auch in Ruhe erhalten bleiben. Das Chromatin färbt sich in diesem Falle in gewissen Bezirken stark an. Vergleiche mit dem lebenden Objekt (HEITZ 1928, S. 790) haben die Übereinstimmung der in Präparaten sichtbaren Chromatinbezirke mit der Erscheinung im Leben erwiesen. Weiteres über diese Erscheinung der Heteropyknose in § 9.

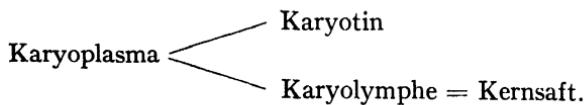
Wenn man von optischen Eindrücken, die man bei Lebendbeobachtung der Kernstruktur und ihrer leichten Veränderlichkeit unter dem Einflusse von Agentien erhält, auf die Natur des Zellkerns schließen darf, so möchte ich für den Zellkern der Moose das Gleiche in Anspruch nehmen, was SCHÄEDE (1926, S. 287) über die kolloidale Natur des Zellkerns höherer Pflanzen sagt: Der lebende Mooszellkern ist ein Sol, die Karyotintröpfchen sind im Kern dispergiert. Durch die Fixierung wird das Sol in ein Gel von besonderer Struktur verwandelt.

Auf der kolloidalen Natur des Zellkerns beruht seine Fähigkeit zur Entmischung und damit zur Änderung des dargebotenen Bildes. So ist es nicht weiter verwunderlich, wenn die Mooszellkerne mit dem Alter eine Änderung erfahren. Die gleichmäßige Struktur der meristematischen Kerne wird allmählich abgelöst durch unregelmäßige Körnelung, durch Ausfällungen grober Spritzer färb-

barer Substanz etc. Das Gleiche wissen wir bereits seit langem über die Veränderung des Zellkerns höherer Pflanzen mit dem Alter. (TISCHLER, S. 64/65)

Bei der durchgehenden Gleichartigkeit der Kernstruktur in zahlreichen von mir (HÖFER, 1928) untersuchten systematischen Gruppen der Moose kann man wohl sagen, daß die Kernstruktur keine Bedeutung für die systematische Gliederung gewinnen kann. Vgl. die ähnlichen Ergebnisse gleich gerichteter Untersuchungen an höheren Pflanzen bei LIEHR (1916) und KLIENE-BERGER (1917).

Sobald sich die karyologischen Angaben auf die mit den üblichen Fixierungs- und Färbungskünsten hergestellten Präparate gründen, treten auch die Meinungsverschiedenheiten der verschiedenen Autoren ein. Sie beruhen auf den verschiedenartigen Deutungen, die man den Ergebnissen der genannten Verfahren gibt. Es kann nicht die Aufgabe einer kurzen speziellen Karyologie sein, diese Deutungen breit durchzusprechen und auf ihren Wert zu prüfen. TISCHLER und BĚLAŘ bringen ausführliche, allgemeingültige Ausführungen hierzu. Sicher ist, daß die aus Deutungen künstlicher Gebilde und Färbungen erwachsene Terminologie überflüssig, ja schädlich geworden ist. Bestrebungen zu ihrer Vereinfachung und Neutralisierung bis zum Vorliegen wirklicher Erkenntnisse waren bereits früher (GRÉGOIRE, LUNDEGÅRDH) im Gange. Sie führten schließlich zu der folgenden einfachen Namengebung:



Noch weiter versucht BĚLAŘ (1928, 13-15), die Terminologie zu neutralisieren und dem Standpunkte des tatsächlich Bekannten entsprechend zu gestalten:

Karyoplasm = Chromatin + Kerngrundsubstanz.

Karyoplasm ist die lebende Substanz des Kernes; ausgenommen sind Nukleolen und Eiweißkristalle. Chromatin ist kein färberischer, auch kein morphologischer Begriff, sondern wird nur morphogene-

tisch definiert: Aus ihm bildet sich bei der Mitose die Chromosomensubstanz. (Diese Fassung des Begriffes nach BOVERI, 1904). Die restliche Substanz ist die Kerngrundsubstanz. Zwischen Chromatin und Chromosomen besteht zwar morphogenetische Kontinuität, ob aber „das Chromatin des Ruhekernes nur aus einer chemischen Verbindung besteht, ob es mit dem der Chromosomen chemisch übereinstimmt, das alles wissen wir nicht; wir wissen auch nicht, ob das Chromatin im Ruhekern von anderen Bestandteilen des Karyoplasmas gesondert fortbesteht, oder ob es mit ihnen vermischt ist.“ (BĚLAŘ 1928, S. 15.)

Angesichts der beiden begrüßenswerten Vereinfachungen der Terminologie würde es m. E. einen Rückschritt bedeuten, wenn wir beim Mooszellkern noch vom Basichromatin (= Chromatin) und Oxychromatin (= Achromatin) nach dem färberischen Verhalten und daraus erschlossener chemischer Zusammensetzung sprechen wollten, wie es MOTTE in seiner Zytologie der Moose (1928) tut. Das Karyoplasma (i. S. BĚLAŘ's) des Mooszellkerns ist vielfach „achromatisch“ im wörtlichen Sinne, d. h. es färbt sich überhaupt nicht intensiv, und in diesem Verhalten steht es nicht vereinzelt da.

Über die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Zellkerns unterrichten zusammenfassend TISCHLER und BĚLAŘ.

§ 3. Gestalt und Grösse des Zellkerns. Ein Längsschnitt durch den Vegetations scheitel eines Laub- oder Lebermooses zeigt uns trotz allmählicher Übergänge doch deutlich 1. embryonale Kerne des Meristems, 2. Kerne der Streckungszone, 3. Kerne der ausgewachsenen Zellen. Vgl. Fig. 1. Die Gestalt der Kerne der Meristeme ist die Kugel und das lange Rotationsellipsoid. Dicht unter dem Scheitelpunkt liegt die Zone der stärksten Aufteilung. Bis dahin nimmt die Kerngröße, von der bedeutenden des Scheitelzellkerns ausgehend, allmählich ab. Mit den sich nun im Wachstum streckenden Zellen der Streckungszone vergrößert sich der Kern auch allmählich wieder bis etwa zum Volumen des Scheitelzellkerns. Dabei bleibt die Kugel- u. Ellipsoidgestalt zunächst gewahrt. In der 3. Zone aber werden die Kerne zu lang ausgezogenen Spindeln, Linsen u. unregelmäßigen Körpern.

Die absolute Grösse der Bryophytenzellkerne habe ich (HÖFER, 1928) durch Messungen der Durchmesser und Achsen und

Berechnungen der Volumina an 71 Arten aus 55 Gattungen der Lebermoose und 97 Arten aus 63 Gattungen der Laubmoose festgestellt und in einer Tabellensammlung (zu 1928) zusammengestellt. Die Volumina dieser Zellkerne bewegen sich in der Haupt

sache zwischen einem Minimum von $5,6 \mu^3$ und einem Maximum von $1404 \mu^3$. Allgemein kann man die Kerngröße der Moose als gering bezeichnen. In besonderen Fällen muss aber die Möglichkeit zu starker Kernvergrößerung gegeben sein. So gibt HEITZ an, daß er in regenerierenden Zellen von *Pellia*-Thallusstücken vergrößerte embryonale Kerne mit 30μ Durchmesser gemessen habe. Das ergäbe bei Kugelgestalt ein Volumen von rd. $14\,000 \mu^3$.

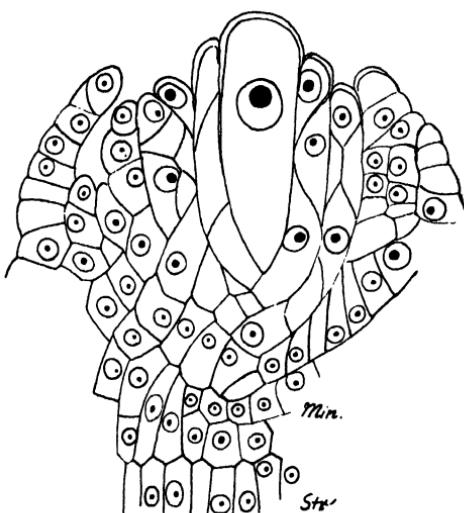
Die gewonnenen zahlreichen Ergebnisse wurden von mir zu einer Vergleichung der Kerngrößen

Fig. 1. *Climacium dendroides*. Stammscheitel im Längsschnitt. Größe des Scheitelzellkerns im Verhältnis zu den anderen! Aufteilung seiner Größe bis zum Minimum bei Min. — Beginn des Streckungswachstumes bei Str. — Fig. 1—3 und 5—7 nach HÖFER 1928. Vergr. ca. 500 ×.

größen der verschiedenen systematischen Gruppen benutzt. Als einigermaßen brauchbare Vergleichungsgrundlage diente der relativ große Kern der Scheitelzelle unter Berücksichtigung der übrigen Kerngrößen. Das Ergebnis der Vergleichung ist: Innerhalb der Gattung steht die Kerngröße der Arten in Beziehung zu deren Thallusgröße¹⁾ und Sporengröße, derart, daß habituell kräftigere Arten größeres Kernvolumen und größere Sporen besitzen als kleinere Spezies.

Im Verwandtschaftskreis nahe verwandter Gattungen (Gruppe, Unterfamilie, Familie) besteht annähernd dieselbe Beziehung für alle Spezies untereinander.

¹⁾ Thallus im weiteren Sinne des Wortes, also auch für den Stengel der Moose angewandt.



Dieses Ergebnis stellt für eng verwandte Bryophytengruppen das Gleiche fest, was andere Autoren für Phanerogamengattungen gefunden haben, BLEIER (1925) für *Trifolium*, ALWINE HUBER (1927) für *Veronica*, ARNE MÜNTZING (1927) für *Galeopsis*.

Aneura ist ein besonders gutes Beispiel für klare Beziehungen zwischen den einzelnen Größen: Kerngröße, Thallusgröße und Sporengroße. Deshalb mögen die Figuren 2 und 3 die oben zitierten drei Sätze an *Aneura* ebenso augenscheinlich, wie Tabelle 1 zahlenmäßig illustrieren.

TABELLE 1.

Größe des Scheitelzellkerns und allgemeine
Körpergröße bei *Aneura*.

(Nach K. HÖFER 1928).

Spezies und Zahl der Messungen	Scheitelzell- kern Vol. in cbμ	Ausdruck der Körper- größe in		Zellkern der Sporen	
		Thalluslän- ge in mm	Sporengroße d in μ	d in μ	Vol. in cbμ
<i>Aneura pinguis</i> 7 Messungen:	624—1404	20—60	20—25	7,3	204
<i>Aneura incurvata</i> 2 Messungen:	204	10—20	20		
<i>Aneura palmata</i> 12 Messungen	70—149	5—10	15	3,7	26

§ 4. Der Nukleolus. Der Nukleolus fällt im Zellkern der Moose besonders stark ins Auge. Bei Lebendbeobachtung durch sein starkes Lichtbrechungsvermögen, das ihn vielfach auch bei Unsichtbarkeit der Kernkontur sichtbar werden lässt (CZURDA, 1930). Im gefärbten Präparat ist er oft die einzige Kernstruktur.

Nach seinem farberischen u. a. Verhalten dürfte er von dichter, zähflüssiger Konsistenz sein. Die Nukleolen sind meist runde Körper, vielfach Kugeln, die zentral, aber auch exzentrisch im Kern gelegen sind. Die Kerne enthalten einen oder mehrere Kernkörper. Wo Meristeme in lebhafter Teilung fixiert worden waren (Scheitelregion der Achse), sah ich — und nach den Abbildungen sahen so auch

andere Autoren — vielfach 2 Nukleoli; auch biskuit- bis hantel-förmige Nukleolen waren in solchen Zonen anzutreffen (vgl. auch die Fig. POTTIERS). Ich stellte 1928 die Frage, ob nicht aus dem Zusammentreffen dieser Tatsachen auf ein Zusammenfließen kleiner Nukleolargebilde geschlossen werden kann. Die Untersuchungen von

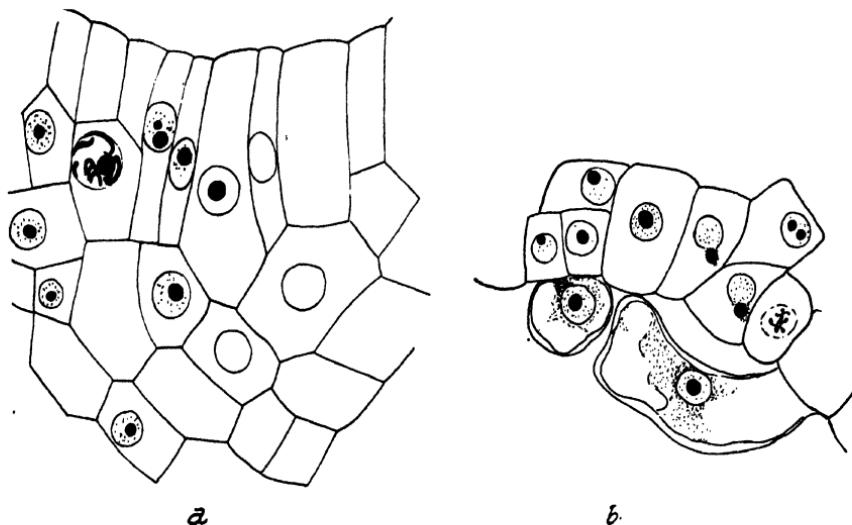


Fig. 2. *Aneura pinguis*. a, Scheitel im horizontalen Längsschnitt (= Flächenschnitt). Ein Kern in der Prophase. b, Vertik. Längsschnitt in Nähe der Scheitelzelle. — Vergr. ca. 500 ×.

HEITZ (1931) bejahren diese Frage. Über seine Ergebnisse in Bezug auf Zahl, Lage, Form und Größe der Nukleolen wird später (§ 10) im Zusammenhang berichtet.

In der Regel besitzt der pflanzliche Nukleolus starke Affinität zu sauren Anilinfarbstoffen. Der Nukleolus der Moose gehört jedoch zu der kleineren Gruppe der Kernkörper, die sich mit basischen Farben, überhaupt mit den spezifischen Kernfarbstoffen, anfärben. Dieses Verhalten in Vereinigung mit der Tatsache des vielfach farblos bleibenden Karyoplasmas hat dem Nukleolus und damit auch dem Zellkern der Bryophyten bei manchen Autoren eine Sonderstellung eingetragen: Der Nukleolus enthält nach ihnen das Basichromatin, das Chromatin schlechtweg. Er kommt in besondere Beziehung

zur Chromosomenbildung, wird zum „Amphinukleolus“ i. S. DOFLEINS (1916). Vgl. TISCHLER S. 52 u. 53. Ich habe mich darüber ausführlich mit POTTIER auseinandergesetzt (HÖFER 1928, S. 697) und geltend gemacht, daß der Nukleolus des Mooszellkerns in der Mitose keine andere Rolle spielt, als derjenige höherer Pflanzen bei der Kernteilung. Ich gehe deshalb nicht einig mit den französischen Forschern, die den Nukleolus des Mooszellkerns nach seinem färberischen Verhalten bezeichnen und ihn durch diese Bezeichnung von anderen pflanzlichen Nukleolen absondern. POTTIER (1921) nennt ihn „la masse chromatique“. MOTTE (1928) bezeichnet ihn als „Karyosom“ i. S. OGATAS (1883). Abgesehen davon, daß der letztere Ausdruck durch seine Benutzung durch die Protistenforscher eine andere Bedeutung gewonnen hat, ist er überflüssig, wenn man — dem heutigen Stande unserer Kenntnisse entsprechend — den Nukleolus lediglich morphogenetisch definiert, so wie es

BĚLÁŘ (1928, S. 16) vorschlägt. Danach darf als hinreichendes Kriterium der Nukleolennatur das Fehlen einer sichtbaren substanzialen Beteiligung an der Chromosomenbildung gelten. (Das Wort „sichtbar“ ist von mir im Hinblicke auf meine späteren Ausführungen (§ 10) hervorgehoben worden.)

Der Nukleolus ist in den meristatischen Kernen stets relativ (i. V. zum Kern) groß; in den Kernen der Streckungszone wird er dadurch relativ klein, daß er nicht im gleichen Maße

Fig. 4. *Cyathodium*. Horizontaler Längsschnitt durch die Scheitelbucht. — Vergr. 500 ×.

wie der Kern an Größe zunimmt (Fig. 1); in der Zone der ausgewachsenen, alten Zellen nimmt er ab an Größe und wird unregelmäßig in seiner Gestalt. Seine relative Größe charakterisiert geradezu jeden Zellkern. Bei der Dürftigkeit, bezw. dem Fehlen morphologischer

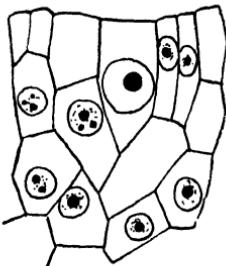
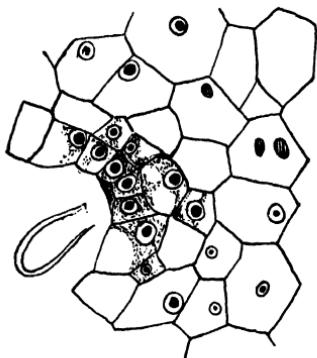


Fig. 3. *Aneura incurvata*. Scheitel im Flächenschnitt. Ein Vergleich der Figuren 2 und 3 in den Größenverh. diene als Illustration zu Tab. 1.— Vergr. ca. 500 ×.



Unterschiede ist der Quotient $\frac{\text{Volumen Nukleus}}{\text{Volumen Nukleolus}}$, kurz: $\frac{\text{Vol. N}}{\text{Vol. n}}$ ein Unterscheidungsmerkmal auch gleich großer und gleich aussehender Zellkerne. POTTIER benutzt mit Recht dieses Verhältnis als Indikator für die Teilungsaktivität von Kern und Zelle. Er nennt es, entsprechend seiner Auffassung vom Nukleolus „le rapport volume du noyau“ Ich habe untersucht (HÖFER, 1928), ob etwa la masse chromatique zahlenmäßig zu erfassende Beziehungen zwischen Vol. N und Vol. n bestehen, ob also beispielsweise die Quotienten der beiden Volumina in homologen Zellen gleich sind. In Tabelle 2 zeigt das Beispiel der Scheitelzelle, daß dem nicht so ist. Die Tabelle zeigt ferner die Abnahme der relativen Nukleolusgröße parallel der Abnahme der Teilungsaktivität des Zellkerns.

TABELLE 2.

(Nach HÖFER 1928)

Relation Vol. N : Vol. n in verschiedenen Zellen einiger Moose.

Spezies	Zellen	$\frac{\text{Vol. N}}{\text{Vol. n}}$
<i>Aneura pinguis</i>	Scheitelzelle	11
<i>Aneura incurvata</i>	Scheitelzelle	16
<i>Aneura palmata</i>	Scheitelzelle	20
<i>Aneura pinguis</i>	Grundgewebezellen	34
<i>Haplomitrium Hookeri</i> . .	Scheitelzelle	16
	Ältere Zellen	17—34
<i>Dicranum scoparium</i> . . .	Scheitelzelle	34
	Scheitelzelle e. jung. Blattanlage . . .	68
<i>Grimmia apocarpa</i>	Scheitelzelle	7
	Ausgewachsene Zellen d. Stengels . . .	130
<i>Mnium undulatum</i> 1 . . .	Scheitelzelle	19
	Segmente	20—30
2 . .	Scheitelzelle	8
	Segmente	10—100

Alle teilungsaktiven Zellen zeigen einen relativ großen Nukleolus, insbesondere fallen bei den Moosen derart auf außer den Zellen

der Scheitelregion (Fig. 1 u. 4) die Rhizoiden-Ursprungszellen der Marchantiales und der akrogynen Jungermanien (Fig. 5 u. 6), auch gewisse Initialen in der Stengelrinde der Laubmose, die im Dienste der vegetativen Vermehrung stehen (Fig. 7). Die beigegebenen Figuren zeigen ohne weiteres die Besonderheit dieser Zellen, die sich durch ihre Riesenkerne mit den großen Kernkörpern von ihrer Umgebung abheben.

§ 5. Kern und Zytoplasma. Die Lage des Zellkerns im Zytoplasma ist oft durch den Reichtum der Zelle an Chloroplasten nicht zu ermitteln. Die im § 2 erwähnten kurzen technischen

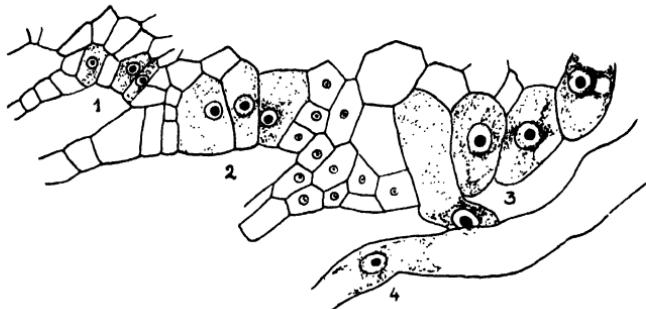


Fig. 5. *Tesselina pyramidata*. Thallusquerschnitt. Die rechte Hälfte der Unterseite, soweit sie ins Gesichtsfeld fiel, wurde gezeichnet. Die Ziffern 1—3 bezeichnen die Gruppen von Rhizoiden-Ursprungszellen an der Insertionsstelle der Ventralschuppen. Bei 3 treiben diese Initialen zu Rhizoiden aus. 4 — Rhizoid, das von der Basis der nächsten, hier nicht mehr sichtbaren Ventralschuppe her kommt. Kerne bei 3 = 11,5—12,5 μ d. — Vergr. 250 \times .

Verfahren ermöglichen in diesen Fällen schnelle Orientierung. — Es ist eine in der Botanik bekannte Erscheinung, daß *Lageveränderungen* des Kernes Hinweise geben auf seine wahrscheinliche Beteiligung an Bildungsprozessen. Unsere Figur 5 zeigt die Einwanderung des Kerns in die auswachsenden Rhizoiden. CZURDA (1930) beobachtete in lebenden Protonemazellen die *Lageveränderungen* des Zellkerns bei der Verzweigung des Vorkeimfadens durch Zellteilung. Auch *Größe- und Strukturveränderungen* des Ruhekerns, die mit beginnenden Bildungsprozessen zusammenhängen, können an Moosen beobachtet werden: Flächenschnitte von der Unterseite thalophytischer Lebermoose zeigten mir, wie nach dem Absterben von Rhizoiden die ruhenden epider-

malen Nachbarzellen mit typischen Alterskernen wieder große embryonale Kerne mit riesigen Nukleolen bilden können, um in neue Rhizoidenbildung einzutreten. HEITZ (1925) zeigte bei künstlich hervorgerufener Regeneration von Thallusstückchen die vor den Teilungen eintretende Kernverlagerung und Kernvergrößerung, wobei die regenerierenden Zellen sich zu vergrößerten embryonalen entwickeln mit absolut und relativ sehr großen Kernen (bei *Pellia* 30 μ d).

Der Kern vergrößerte sich von 1 auf 5, die Nukleolen von 1 auf 12 in diesen sich gewissermaßen mit Teilungsaktivität neu ladenden Zellen, die in den danach schnell eintretenden Teilungen wieder auf die normale Kerngröße herabreguliert werden. — Die Veränderungen des Zellkerns bei der Spermatogenese, die man in

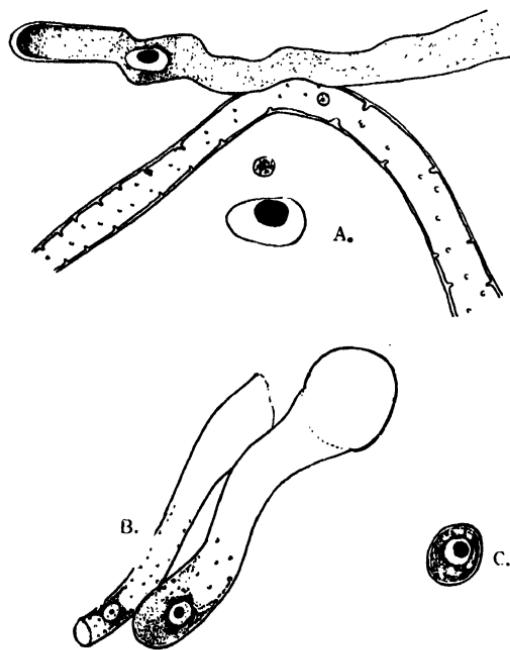


Fig. 6. *Corsinia marchantioides* (A) und *Marchantia palmaria* (B, C) A, Rhizoiden von der Ventralseite des Thallus. Das obere Rhizoid ist noch ganz zart, enthält viel Plasma und einen Kern von 10 : 5 μ . Der dünnwandige Schlauch misst in ganzer Länge etwa 150 μ , Breite 9 μ . Das untere, ältere Rhizoid hat zahlreiche Zäpfchen, enthält kaum Plasma, und sein Kern hat nur 3 μ d. Die Dicke der bräunlichen Wand des Schlauches = 1 μ . Die Kerne sind darunter nochmals in Vergr. 1000 : 1 gezeichnet. B und C, Zäpfchenrhizoiden aus der Bauchrinne des Trägers der weiblichen Infloreszenz. B, längs. C, Querschnitt. Vergr. 500 \times .

diesem Zusammenhange betrachten könnte, siehe § 6.

Die Größenbeziehung zwischen Kern und Plasma bezeichnete HERTWIG als die Kern-Plasma-Relation K : P. Sie tritt uns im mikroskopischen Bilde im Größenverhältnis des Zellraums, der natürlich nicht gleichzusetzen ist dem

Plasmavolumen, zur Kerngrösse vor Augen. HEITZ (1925) berechnete das Verhältnis der Volumina K:P für die gleiche Moos-Spezies in embryonalen Zellen zu 1:3, in ausgewachsenen Zellen zu 1:5 mit der Hinzufügung, daß mehr als grobe Annäherungswerte nicht gegeben werden können. Eine gewisse Konstanz dieses Verhältnisses K:P in engbegrenztem Sinne ist leicht zu erkennen. Beispielsweise ist der Quotient Vol. des Zellkerns einer Moosspore : Vol. der Moosspore für eine Spezies immer annähernd die gleiche Zahl. Keineswegs aber geht etwa allgemein bei den Moosen die Kerngröße der Sporen proportional der Sporengröße, vgl. Tabelle 3! Die Konstanz der Relation K:P lässt sich eben nur feststellen bei der Vergleichung gleichartiger Zellen aus einer und derselben Moosart, wobei aber noch der physiologische Zustand der Zellen eine abändernde Rolle spielen kann.

TABELLE 3. Kerngröße der Sporen.

(Nach HÖFER 1928)

	Vol. der Sporen in cb μ	Vol. ihrer Kerne in cb μ
<i>Archidium alternifolium</i> . . .	1—8 000 000	70—104
<i>Pleuridium alternifolium</i> . . .	8— 16 000	13—26
<i>Calliergon cuspidatum</i> . . .	5 690	13

Zu der eben genannten Größenbeziehung tritt eine andere hinzu: die Relation Chromatinmasse : Kernvolumen (BOVERI 1905). Sie besagt, daß mit der Vergrößerung der Chromatinmasse (Chromosomenzahl, Chromosomenvolumen) das Kernvolumen entsprechend zunimmt. Beide Relationen lassen sich zur Chromosomen-Plassma-Relation zusammenfassen. Karyologische und genetische Untersuchungen an Moosen haben uns zahlreiche Aufschlüsse gerade über diese Beziehungen geliefert. EL. und EM. MARCHAL benutzten die Regeneration von Teilen des Laubmoosoprogons, um experimentell — durch „induzierte Aposporie“ — bivalente Rassen einiger Laubmoose herzustellen. Das theoretisch zunächst erwartete Verhältnis zwischen den univalenten und bivalenten Rassen in Kern- und Zelldimension

$$n : 2n = 1 : 2$$

wurde annähernd gefunden.

TABELLE 4.

(Nach den Arbeiten von EL. und EM. MARCHAL 1906/12.)

	Verhältnis der Blattzellen der n : 2n Rasse	
<i>Bryum caespiticium</i>	1 : 2,3	
<i>Mnium hornum</i>	1 : 1,8	
<i>Amblystegium serpens</i>	1 : 2	
	Kernvolumen n : 2n	Zellvolumen n : 2n
<i>Mnium hornum</i>		
junge Antheridien	1 : 1,7—2,1	1 : 1,7—1,8
Eizellen	1 : 1,9	1 : 1,9
<i>Amblystegium serpens</i>		
Sporenmutterzellen	1 : 2,1—1,7	1 : 1,9—2

Man könnte geneigt sein, die Abweichungen von dem erwarteten 1 : 2 Verhältnis als Folge von Ungenauigkeiten bei der Messung hinzunehmen. Die Untersuchungen SCHWEIZERS (1923) und namentlich F. v. WETTSTEINS (1924) zeigten aber die Abweichungen genauer auf. Durch den letztgenannten Forscher wurden sie auf die Wirkung von Außenbedingungen (s) und Sippenkonstanten (k) zurückgeführt. Die einfache Formel der Kern-Plasma-Relation änderte sich unter Berücksichtigung der beiden abändernden Faktoren:

$$n : 2n = 1 : 2 \cdot k \cdot s$$

Abb. 15 im 10. Abschnitt (Genetik) dieses Buches zeigt in sinnfälliger Weise die hier erörterte Relation zwischen Chromatinmasse (Chromosomenzahl) und Zytoplasmamasse (Zelldimension).

In weiter vordringenden, mühevollen genetischen Untersuchungen an plurivalenten Moosrasen bearbeitete WETTSTEIN (1928) erneut das Problem Kern / Zellgröße. Unter Wahrung gleichmäßiger Außenbedingungen (soweit dies möglich war), um diesen Faktor (s) ausschalten oder, wenigstens vernachlässigen zu können, wurde versucht, für die Veränderung des Zellvolumens unter dem Einflusse von Veränderungen des Genoms (und Plasmons) mathematische Grundlagen zu erhalten. Es ist nicht zu verwundern, daß das schwierige Problem auch diesmal nicht völlig gelöst wurde. Immerhin wurde ein großer

Schritt vorwärts gemacht. Ich gehe hier nur auf das ein, was bei der Untersuchung reiner Linien mit Verdoppelung, Verdreifachung und Vervierfachung des Chromosomenbestandes als Ergebnis heraus-sprang: Die Verhältniszahlen aus den Zellvolumina $\frac{V_2}{V_1}, \frac{V_3}{V_2}, \frac{V_4}{V_3}$ sind ungefähr gleich, ergeben annähernd den gleichen Vergrößerungsindex k , der als Sippenkonstant zu betrachten ist. Daraus folgt:

$$\begin{aligned}V_2 &= V_1 \cdot k \\V_3 &= V_1 \cdot k^2 \\V_4 &= V_1 \cdot k^3 \\V_n &= V_1 \cdot k^{n-1}\end{aligned}$$

„Die Zellvolumina plurivalenter reiner Linien steigen also mit den Potenzen eines Sippenkonstanten Vergrößerungsindex an. — Die Werte lassen sich entsprechend einer Exponentialfunktion kurvenmäßig anordnen.“ (F. v. WETTSTEIN 1928, S. 171).

Die zuerst aufgestellte Formel $V_1 : V_2 = 1 : 2$ ist demnach in der ursprünglichen Auslegung, daß sich die Zellvolumina bivalenter Rassen verdoppeln, falsch. Sie charakterisiert nur den Spezialfall innerhalb der allgemeinen Beziehung, wenn $k = 2$ ist.

Die k -Werte halten sich z.T. in der Nähe von 2, können aber auch erheblich nach oben oder unten abweichen:

k Physcomitrium eurystomum	=	2,63
k Physcomitrella patens	=	3,94
k Bryum caespiticium	=	1,45

nach F. v. WETTSTEIN (1928). ¹⁾

Neuere Versuche, bei Lebermoosen experimentell apospor entstandene diploide Gametophyten zu erhalten, wurden von v. WETTSTEINS Schülerin H. BORNHAGEN (1926) und gleichzeitig von Fr. M. SCHWARZENBACH (1926) in Zürich unternommen. Am günstigsten für diese Arbeiten erwiesen sich *Anthoceros*-Arten. Die erzielten Thalli zeigten merkwürdigerweise Zellverkleinerung. In beiden Fällen wurde die Diploidie nicht durch zytologische Untersuchung erwiesen, muß aber doch als bestehend angenommen werden. Wenn man nicht annehmen will, daß überhaupt kein Umschlag der regenerierenden Sporophytzellen in die Form der Gametophytzellen erfolgt

¹⁾ Vgl. den Abschnitt Genetik dieses Buches, S. 265.

ist, daß also die Heteromorphose ausgefallen ist, muß man mit F. v. WETTSTEIN (1928, 172)

k *Anthoceros laevis* = 0.5

setzen, womit die Zellverkleinerung der bivalenten Rasse erklärt und gleichzeitig ein Beitrag dazu geliefert wäre, daß k sogar unter den Wert 1 sinken kann.

Die höchste in den bisherigen Züchtungen erreichte Kernwertstufe ist 4. Das dazu gehörige Zellvolumen $V_4 = V_1 \cdot k^3$ ist bei *Funaria hygrometrica* = 473 000 μ^3 , bei *Physcomitrium piriforme* = 428 000 μ^3 . Um 500 000 μ^3 scheint i. a. die Grenze dessen zu liegen, was der Laubmoosgametophyt an Zellgröße hervorbringen kann. Wenn eine Größe $V_n = V_1 \cdot k^{n-1}$, (deren k-Wert wir kennen) über diese Grenze fällt, so ist damit zu rechnen, daß die betreffende Rasse durch Züchtung nicht hervorgebracht werden kann.

Einen weiteren Beitrag zur Chromosomen-Plasma-Relation liefert die Untersuchung LORBEERS (1930) an *Sphaerocarpus Donnellii*, die den vollkommenen Beweis dieser Relation für die haploiden Gametophyten dieser diöcischen Lebermoosart erbrachte. Wir finden hier ein sehr großes X-Chromosom im weiblichen, ein winziges Y-Chromosom im männlichen Geschlecht. Entsprechend der Chromatinmenge verhalten sich die Zellvolumina:

Die im Zusammenhange mit der Chromatinmassen- und daraus wiederum auch der Zytoplasmamassenvergrößerung stehende Vergrößerung von Organen und Gesamtwuchsform sei hier nur erwähnt und auf die Arbeiten von MARCHAL's, SCHWEIZER und F. v. WETTSTEIN hingewiesen.

Natürliches Vorkommen verschiedener Valenz für dieselbe Spezies hat HEITZ (1928) erwiesen, indem er bei *Pellia epiphylla* eine Rasse mit $n = 9$ und eine solche mit $n = 18$ Chromosomen nachwies. Kern-, Zell- und Thallusmessungen liegen nicht vor.

Die erste Aufstellung heteroploider Artreihen bei Moosen hatte EM. MARCIAL (1912) gegeben; sie betraf die Gattung *Amblystegium*.

Ich gebe hier die kurze Reihe aus seiner Untersuchung wieder und füge für zwei Arten meine (HÖFER, 1928) Angaben über Zellkern-

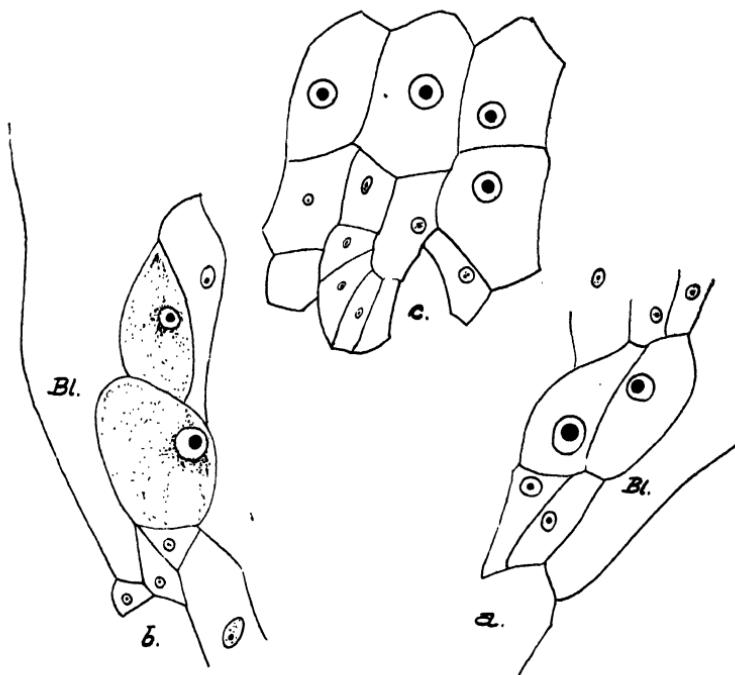


Fig. 7. *Pottia lancolata*. Initialen in der Rinde des Stengels. a u. b, Längsschnitte der r. und l. Seite, die die Initialen im Profil zeigen, vorgewölbt in der Blattachse *Bl.* c, eine Gruppe dieser Zellen in Aufsicht.

größe und LIMPRICHT'S (Rabenhorst) Angaben über Sporengroße bei:

<i>Amblystegium</i>	Chromosomenzahl n	Scheitelzellkern Vol. in μ^3	Sporengroße in μ
<i>serpens</i>	12	75—149	10—14
<i>irriguum</i>	12		
<i>riparium</i>	24	204—268	14—18
<i>serpens</i> bivalens (apospore)	24		

Die Kern-Plasma-Relation erweist sich hier als in engsten Verwandtschaftsgruppen auch für verschiedene Arten gültig.

Durch die Chromosomenzählungen, die HEITZ in großem Umfange bei Laub- und Lebermoosen angestellt hat, kennen wir jetzt in größerer Zahl Fälle, in denen einander nahestehende Arten verschie-

denwertig sind. Hier eine kleine Zusammenstellung nach HEITZ (1927):

Spezies	Chromo-somenzahl n	Zellgröße i. d. Mitte der Blattfläche nach MÜLLER (RABENHORST)	Sporengröße in μ (Hinzu- fügung, nach MÜLLER in RABENHORST)	Geschlechter- verteilung
<i>Alicularia scalaris</i> <i>geoscyphus</i>	8—9 16 + 2	28 μ diam. 40 „ „	16—18 ebenso (?)	diöcisch monöcisch
<i>Calypogea suecica</i> <i>Neesiana</i>	8—9 16—18	25 \times 35 μ 35 \times 40 μ	8—10 14 μ	diöcisch monöcisch

Ich erinnere in diesem Zusammenhange auch an meine eigenen, im § 3 bereits berichteten Ergebnisse, die die Beziehungen zwischen Kerngröße und Wuchsform betreffen.

§ 6. Die Kernteilung. Die normale vegetative Karyokinese verläuft genau nach dem Typus der Kormophytenmitose. Das Vorkommen irgend eines Z e n t r a l k ö r p e r s (Centriol, Centrosom, Blepharoplast) ist bei den Lebermoosen ein seit langem umstrittenes Problem (TISCHLER, S. 304—306) und wird nach einer großen Zahl von Arbeiten noch behauptet. MOTTE kommt im Verlaufe seiner zytologischen Untersuchung (1928, S. 468 ff., S. 526) zu der Feststellung, daß solche Zentralkörper an den Polen der Spindel zweifellos nicht zu beobachten sind. Nach seiner sehr einleuchtenden Erklärung (S. 376, 469) sind alle Angaben über ihre Anwesenheit entweder auf Artefakte bei schlechter Fixierung oder auf Irrtümer zurückzuführen. Der durch SAPEHIN (1913) aufgeklärte Irrtum ALLEN's (1912) gibt den Schlüssel zur Erklärung: Lang ausgezogene Chloroplasten, die unter dem Einflusse der kinetischen Vorgänge in der Zelle (von sich aus rein passiv) an die Pole der Spindel gelagert wurden, zwischen denen sich dann die Spindelfasern ausspannen, wurden von ALLEN als „Polplatten“ und bei ihrem Zerfall als „Kineto-somen“ gedeutet. So wie diese Chloroplasten können auch andere, vielleicht dem Chondriom angehörige Elemente an den gleichen Ort verlagert und als Centrosomen betrachtet werden.

Die Entwicklungen, die der Kern bei der Spermatogenese durchmacht, verdienen Beachtung. MOTTE beschreibt ausführlich sowohl für Laub-, als auch für Lebermoose das Verhalten des Zellkerns bei der Entwicklung des spermato-genen Gewebes von

dessen Initialen bis zur Bildung der Spermatiden, der letzten Generation der spermatogenen Zellen, und weiter bis zu deren Umwandlung in Spermatozoiden. Er bearbeitet auch die gesamte bis dahin vorliegende Literatur zum gleichen Gegenstande.

Der Kern der spermatogenen Initialen ist regelmäßig kugelig und zeigt außer einem Nukleolus keinerlei Strukturen. Im Verlaufe der spermatogenen Teilungen wächst der Wert der Relation $K : P$ durch relative Vergrößerung des Kernvolumens i. V. zum Plasmavolumen (Zellraum). Dabei nimmt aber der Nukleolus fortgesetzt ab, bis er zuletzt verschwindet und ein völlig homogener Kern in der Spermatide übrig bleibt. Zu diesen und den folgenden Ausführungen vgl. Tafel III im 7. Abschnitt dieses Buches.

Jedesmal, sobald sich die spermatogenen Zellen mit ihren klein und farblos gewordenen Nukleolen zur Teilung anschicken, vergrößert sich der Nukleolus plötzlich und stark. Dabei verschwindet die Kernmembran und aus dem hypertrophierten Nukleolus bildet sich ein kontinuierliches Spirem, welches durch Fragmentation die Chromosomen liefert. MOTTE stellt diese Chromosomenbildung in Parallele zu der gleichartigen bei *Spirogyra*. Er nennt den Nukleolus Karyosom und Karyosphäre (WILSON 1925) und stellt damit diese Chromosomenbildung abseits von der typischen. Vegetative Teilungen hat er nicht beobachtet. Er bringt die besondere Art der Mitose bei der Spermatogenese in Beziehung zur Kleinheit der hier vorliegenden Kerne (1928, S. 522).

Bei der Umwandlung der zuerst kubischen Spermatiden mit ihrem zentralen homogenen Kern (ohne Nukleolus) zu Spermatozoiden ist zu bemerken, daß sich der Kern bei der Abrundung der Zelle zunächst seitlich anlegt und nierenförmig wird. Die weitere Beobachtung seiner Entwicklung ist schwierig. Er „entschwindet“ und gibt dadurch zu den verschiedensten Mutmaßungen Anlaß (vgl. MOTTE 1928, S. 404 ff.). WOODBURN (1915 u. 1922) nimmt sogar an, daß an einem bestimmten Punkte der Entwicklung der männlichen Gameten eine Fusion von Kern und Plasma stattfindet! Wie die Entwicklung auch sei, der Körper des reifen Spermatozoids gleicht dem Kern der jungen Spermatide und muß in seiner Hauptmasse als Kern gedeutet werden.

Die Schwierigkeiten, die sich bei der Beobachtung der Zilienbildung ergeben, bringen es mit sich, daß die Frage der Anwesenheit

der Blepharoplasten umstritten ist. Wo sie beschrieben werden, herrschen über ihre Natur, Morphologie und Entstehung Widersprüche. Darüber vergl. TISCHLER, 1921/22, S. 154, MOTTE 1928, Kap. VI, S. 384, die zusammenfassend berichten, aber auch die neueren Einzelarbeiten von BAGCHEE (1924) und JOHNSON (1929).

Laub- und Lebermoose unterscheiden sich in den spermatogenen Kernteilungen kaum voneinander. Die Lage der Spindel ist allerdings bei der letzten Teilung, die zur Bildung der Spermatiden führt, bei den Hepaticae diagonal, bei den Musci dagegen senkrecht in der Längsrichtung der Zellen.

In der Ei-Entwicklung zeigt der Kern kein besonders bemerkenswertes Verhalten. Das Ei hat einen großen Kern mit großem Nukleolus.

Species	Kerndurchmesser	Nukleolus-durchmesser	Kernvolumen
<i>Riccia sorocarpa</i> junges Archegonium, Eizelle	3,7 μ	2,2 μ	26 μ³
<i>Preissia commutata</i> reife Eizelle	11 μ	3,7 μ	691 μ³
<i>Marchantia polymorpha</i> verschieden alte Eizellen: Zelle 17/26 μ Zelle 30/37 μ	8,8 μ 19,8 μ	4,4 μ 6,6 μ	352 μ³ 4075 μ³
<i>Marchantia palmata</i> unreife Eizelle 26/18 μ	11 μ	3,7 μ	691 μ³
<i>Sphaerocarpus terrestris</i> Eizelle	7,3 μ	4,4 μ	204 μ³
<i>Mörckia hibernica</i> Scheitelzelle (zum Vergleich) Bauchzelle im jungen Archeg. verschieden alte Eizellen: 10,2 μ 12,4 μ	8,8 μ 11,0 μ 8,8 μ 10,2 μ 12,4 μ	2,6 μ 3 μ 2,2 μ 3,9 μ 3,7 μ	352 μ³ 691 μ³ 352 μ³ 560 μ³ 1001 μ³
<i>Pleuridium alternijolium</i> Eizelle v. 13 u diam.	5,8 μ	2,2 μ	104 μ³
<i>Ceratodon purpureus</i> reife Eizelle	6,6 μ	2,2 μ	149 μ³
<i>Grimmia pulvinata</i> Eizelle	7,3 μ	2,9 μ	204 μ³

TAB. 5: Die Größe des Eizzellkerns (nach HÖFER 1928).

Den karyologischen Vorgängen bei der Sporogenese wird ein besonderes Interesse zugewandt, da hierbei die Reduktionsteilung stattfindet. Besprechung der diesbezüglichen Literatur siehe außer bei MOTTE (1928) auch bei BLAIR (1926), der einen Überblick über die Ergebnisse bei den *Jungermanniales* u. *Marchantiales* mit allen karyologischen Einzelheiten gibt. Bei der Kleinheit der Kerne und der Schwierigkeit der Untersuchung ist es nicht verwunderlich, wenn nicht alle Punkte übereinstimmend sicher gestellt sind.

Für die sporogenen Teilungen nimmt MOTTE (S. 447) denselben Modus wie bei den spermatogenen (Chromosomenbildung aus einem Karyosom) in Anspruch. Ich gebe hier wie dort seine Auffassung wieder, ohne sie mir zu eigen zu machen. Es erscheint merkwürdig, daß im spermatogenen und sporogenen Gewebe die Chromosomenbildung in einer so grundsätzlich anderen Art und Weise erfolgen soll wie bei der vegetativen Mitose, die doch bei den Moosen ganz entsprechend der der höheren Pflanze verläuft. Eine Stellungnahme in dieser Frage ist aber vorläufig unmöglich, da die beschreibenden und figürlichen Darstellungen der Autoren einander widersprechen. Den Abbildungen MOTTE's stehen beispielsweise diejenigen BAGCHEES gegenüber, der dazu sagt: „The contraction of the chromatin reticulum as knots at several points of the delicate spirem in the evolution of chromosomes is a regular phenomenon in all the successive divisions.“ Bezüglich der Chromosomenbildung bei der Sporogenese urteilt BLAIR im Sinne MOTTES: „The chromosomes are not derived by the segmenting of a visibly synaptic spireme, but arise as localized masses in the large chromatin nucleolus.“ Demgegenüber LORBEER (1927, S. 57): „Kurz vor der Reduktionsteilung hat der Kern den stattlichen $d = 16 \mu$. Sein Nukleolus ist ebenfalls recht gross. Neben ihm erkennt man während der Synapsis in einem dichten dunklen Knäuel die ganze zusammengeballte Chromatinmasse.“

Die Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen scheint normal in zwei Teilungsschritten gleicherweise wie bei den höheren Pflanzen zu verlaufen. Der heterotypischen Teilung des Mutterkerns folgt unmittelbar die simultan verlaufende homotypische Teilung der beiden Tochterkerne, deren Spindeln nach vielen Angaben in aufeinander senkrecht stehenden Ebenen des

Raumes liegen (Fig. 8). Nach LORBEER (1927) sollen bei *Sphaerocarpus* die Spindeln der homöotypischen Teilung ganz beliebig im Raum gerichtet sein, sie können auch parallel laufen.

Die Reduktion der Chromosomenzahl in der 1. der beiden Teilungen — Praereduktion — muß es notwendigerweise mit sich bringen, dass je zwei Abkömmlinge derselben Sporenmutterzelle dieselbe Chromosomenkombination besitzen. F. v. WETTSTEIN (1924) hat durch Tetradenanalyse und durch künstliche Erzeugung bivalenter Sporen (Unterdrückung oder Rückgängigmachung der zweiten Teilung), die sich als homozygot erwiesen, den Nachweis

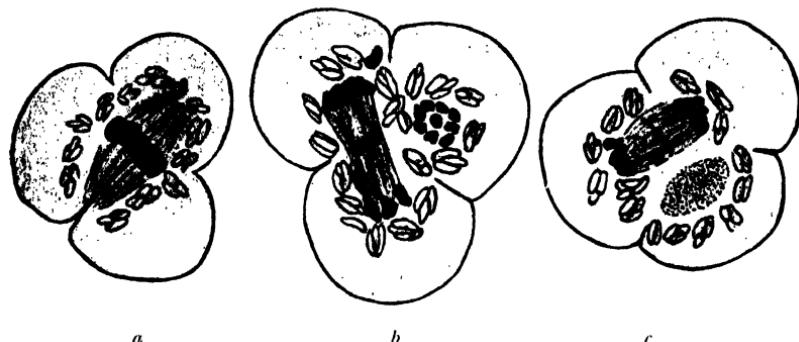


Fig. 8. *Pallavicinia Lyellii*. a heterotype Teilung, Metaphase. b—c Telophasen der homoötypen Teilung; in c Auftreten der jungen Plasmaballen im Phragmoplasten.
Nach MOORE aus TISCHLER.

der Praereduktion erbracht. ALLENS Tetradenanalysen bei *Sphaerocarpus* (1926) ergaben i. a. das gleiche Resultat, wiesen jedoch in einigen Fällen auch vier verschiedene Typen aus einer Tetrade nach. Das bedeutet also, daß neben der Praereduktion auch Postreduktion vorkommen kann Bezuglich des heteromorphen XY-Geminus der Geschlechtschromosomen hat LORBEER (1927) für *Sphaerocarpus Donnellii* die Aufteilung in der 1. Teilung festgestellt.

Die früher gemachten Angaben über die Zusammenziehung der Teilungsschritte in nur einen, der mit Hilfe einer vierpoligen Eizelle v. Spindel erfolgen soll, haben sich nicht bewahrheitet. *Ceratodon purpureus* zu bei TISCHLER S. 424/25, vgl. auch BLAIR (1926). reife Eizelle oder Centrosphären, die man ebenfalls früher zu beobachtete, treten nicht auf. Literatur a. gl. Orten.

d u k t i o n s t e i l u n g sind auch in einer normalen Kapsel möglich. LORBEER berichtet (1927) von Dyadenbildungen bei der Sporogenese von *Sphaerocarpus*. In jeder Dyadenhälfte kommt deutlich eine Kernverschmelzung mit dem Ergebnis eines großen diploiden Verschmelzungskernes zustande (vgl. hier Fig. 9). Dieses Ergebnis erklärt LORBEER mit dem Verkleben von Kernpaaren, die zwei

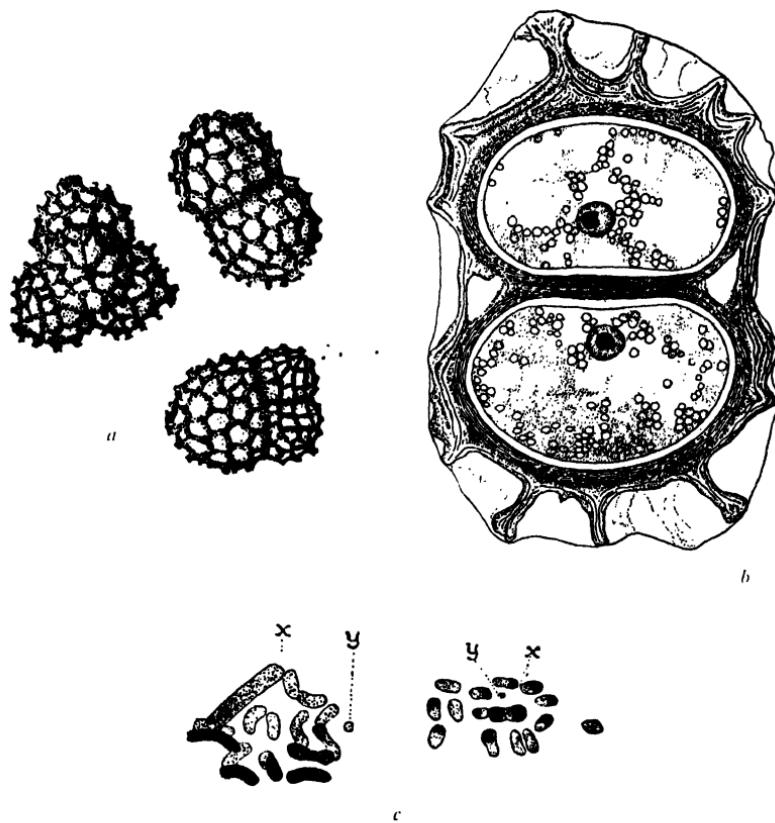
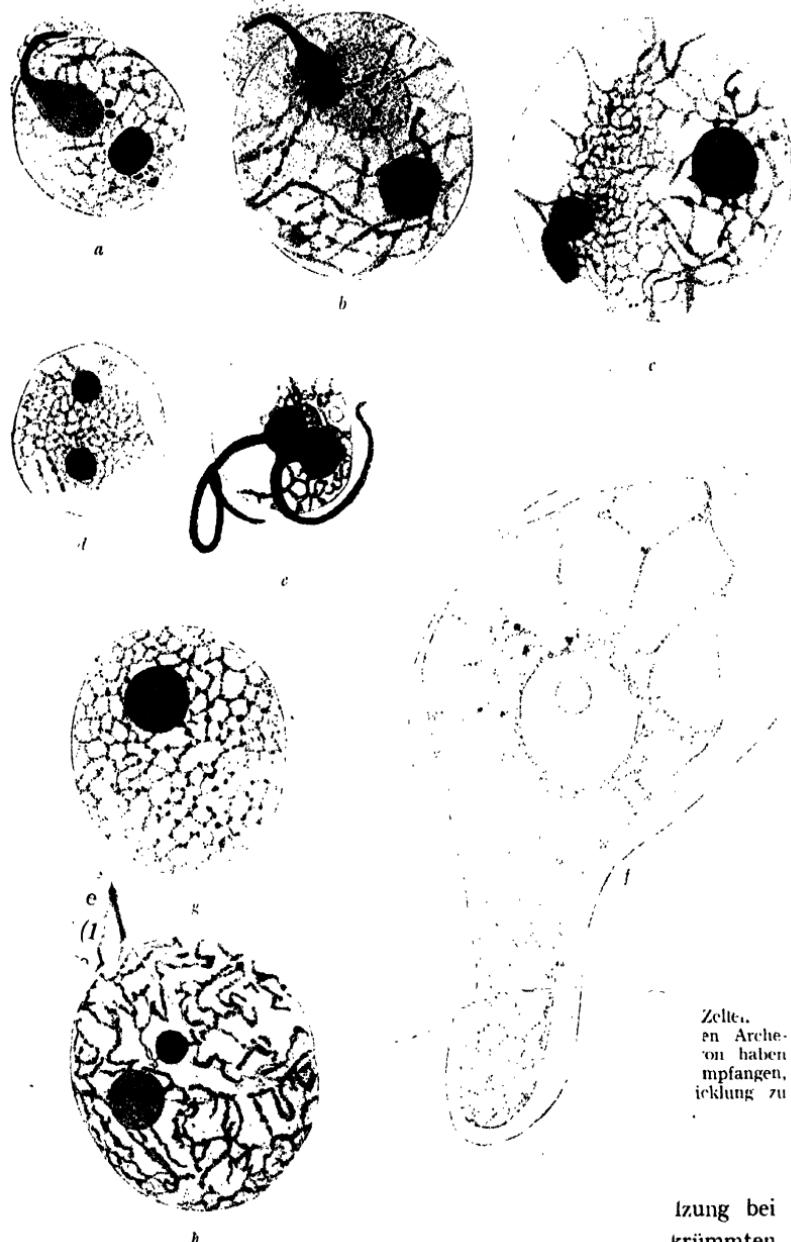


Fig. 9. *Sphaerocarpus Donnellii*. a, Spore-Tetrade, -Dyade und -Triade. b, Fortgeschrittene Dyadenbildung. In jeder Spore ein grosser Verschmelzungskern. Von den Sporenmembranen erkennt man zuinnerst als helle Schicht die Intine, darauf folgend die dunkle und gröber strukturiertere Exine. Über beide Schichten die dicke Gallerte der Perine, in der die vielgeschichteten Netzteilenen derselben gerade gebildet werden. c, Äquatorplatte aus je einem Keimling einer Dyade. Links eine Mitose aus einer Hüllzelle, rechts aus dem Thallus. Man erkennt in beiden Teilungen 14 Autosomen neben einem x- und einem y-Chromosom. — Vgl. auch Fig. 13 im Abschnitt 10. — Vergr. 140 x, 500 x; 2300 x. — Nach LORBEER.

ERKLÄRUNG ZU FIGUR 10.

- a und b : männliche Kerne, beinahe ganz in die weiblichen eingedrungen.
Vergr. 3200 \times .
- c : Verschmelzungskern, mütterliches Chromatin rechts, väterliches links, ein Teil
des letzteren noch stabförmig --- 3200 \times .
- d : Verschmelzungskern. Beide Chromatinmassen ununterscheidbar. --- 2100 \times .
- e : Zwei ♂ Kerne dringen in den gleichen ♀ Kern ein. --- 2100 \times .
- f : Zygote mit Haustorium. Dicht vor der Prophase der 1. Mitose. --- 1330 \times .
- g : Der Nukleus dieser Zygote. --- 2400 \times .
- h : Zygotenkern in früher Prophase. --- 2400 \times .



Zelte,
en Arche-
on haben
mpfangen,
ieklung zu

Izung bei
krümmten
Ellipsoid,
Sie bilden

Fig. 10. *Aneura pinguis*. — Nach SHOWALTER.

verschiedenen, dicht und parallel gelagerten Spindeln der homöotypischen Teilung entstammen. Demnach enthalten die Dyadenosporen die zwei verschiedenen Chromosomensätze hier sowohl den mit dem X-Chromosom, als auch den mit dem Y-Chromosom. — Die Anomalien, die bei der künstlichen Störung der homöotypischen Teilungen durch Einspritzungen geeigneter Agentien in die Kapseln von Laubmoosen eintreten und zur Bildung von diploid homozygotischen Sporen führen, unterscheiden sich wesentlich von den soeben beschriebenen. Bei diesen experimentellen Störungen, die F. v. WETTSTEIN hervorgerufen (und wie oben erwähnt benutzt) hat (1924), werden die Teilungen dadurch rückgängig gemacht, daß entweder die Chromosomengruppen der späten Anaphasen, oder die Kerne der Telophasen von ein und derselben Spindel zu einem Kern verschmelzen.

§ 7. Kernverschmelzung — Karyogamie. Die soeben erörterten „vegetativen“ Kernverschmelzungen finden zwischen Schwesterkernen statt und tragen den Charakter des Abnormalen. Ihnen steht die sexuelle Kernverschmelzung, die Karyogamie gegenüber.

Sie ist für die Bryophyten in einigen Untersuchungen studiert worden. TISCHLER (1921/22) gibt die Literatur sowohl für die Karyogamie bei der normalen Befruchtung (S. 474), als auch für die aufgefundenen abnormalen Verhältnisse (S. 502) an. Auch bei WETTSTEIN (1925) wird die Literatur angegeben. Ich nenne hier nur einige Arbeiten aus der jüngsten Zeit, in denen wiederum vollständig Verzeichnisse der einschlägigen Literatur zu finden sind. RICKETT (1923) gibt eine übersichtliche Besprechung der Forschungsergebnisse auf diesem Gebiete für die Leber- und Laubmoose von KRUCH (1891),

ersten Beobachter der zytologischen Einzelheiten bei der Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Befruchtung bei *Riella*, § 3. Weiter vergleiche man SHOWALTER (1927).

Stand unserer Kenntnisse ist — namentlich hinsichtlich der Moose — nicht sehr befriedigend. RICKETT (1923) wagt für ermoose die Andeutung zweier Typen: den der *Jungermanniales* den, der bei den *Marchantiales* vorliegt. *Sphaerocarpus* gehen nach dem Typus der letzteren. Ohne etwa 2 Typen zu wollen — was nach der geringen Zahl der Einzelunter-

suchungen sehr gewagt wäre — will ich die Karyogamie bei *Sphaerocarpus* nach RICKETT (1923) und bei *Riccardia (Aneura)* nach SHOWALTER (1926) kurz darstellen.

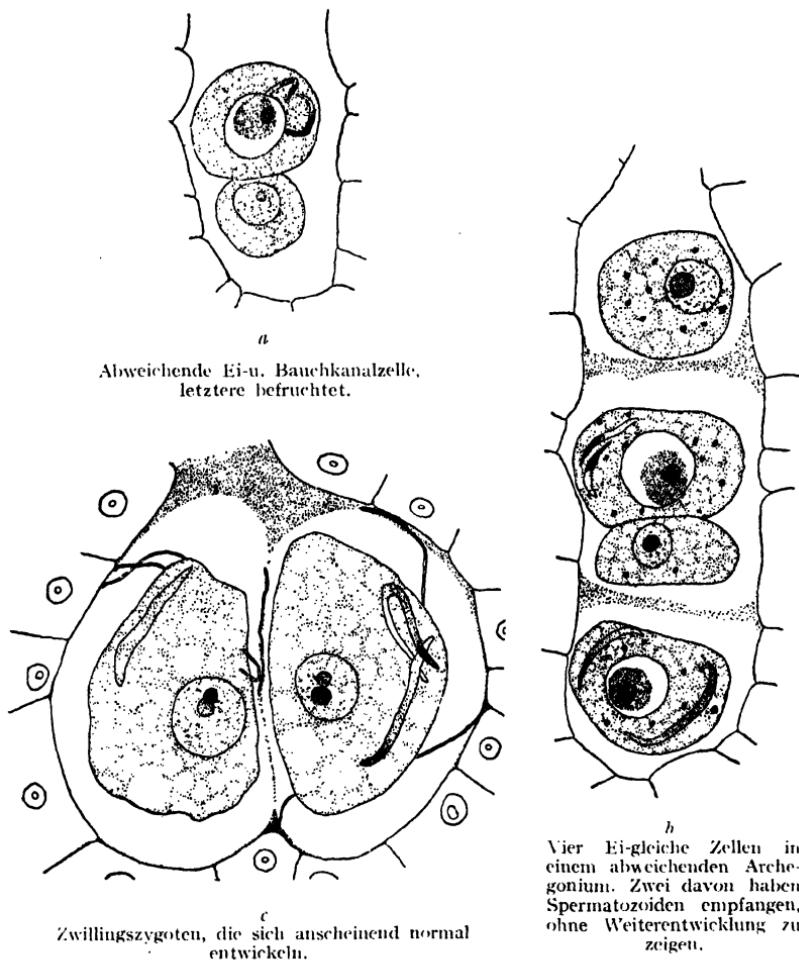


Fig. 11. *Fossombronia angulosa*. Nach SHOWALTER.
Vergr. ca. 1000 \times

RICKETT gibt 6 Phasen der sexuellen Kernverschmelzung bei *Sphaerocarpus* an: 1. Der ♂ Kern hat die Gestalt eines gekrümmten Stabes, er ist wurmförmig. 2. Er bildet sich zu einem Ellipsoid, 3. zu einer Kugel um. 4. ♂ und ♀ Kern gleichen einander. Sie bilden

eine Chromatin-Netzstruktur aus. 5. ♀ : Chromosomen-Ausbildung. ♂ : verliert die sichtbare Struktur und kontrahiert sich. 6. Beim ♂ Kern Chromosomen-Ausbildung, die Membranen beider Kerne lösen sich auf. Eine Spindel wird nicht gesehen. Die erste Teilung erfolgt schnell. — Bei *Sphaerocarpus* erfolgt also gar keine eigentliche Kernfusion. Dieses Verhalten ist bis jetzt für die Pflanzen einzig dastehend.

Die Karyogamie verläuft bei *Riccardia (Aneura) pinguis* völlig anders, wie SHOWALTER beschreibt: Während einer Ruheperiode des ♂ Kerns, die sich auf 24—36 Stunden nach dem Eindringen in die Eizelle ausdehnt, vergrößert sich das Ei beträchtlich, und das Chromatin seines Kernes sammelt sich um dessen Nukleolus. Nun dringt der ♂ Kern allmählich in den ♀ Kern ein. Das weibliche Chromatin löst sich auf und bildet einen Fadenknäuel. Noch zwei Tage lang sieht man die ♀ und ♂ Chromatinmassen getrennt liegen, bis ihre Vereinigung dicht vor der Prophase der ersten Mitose erfolgt. Vgl. Fig. 10.

Nicht ganz selten scheinen bei aberranten Bildungen des Archegoniums abweichende Befruchtungsvorgänge zu sein: Beim Vorhandensein von 2 Eizellen ist die Möglichkeit von 2 Kernverschmelzungen und damit Zwillingsbildungen gegeben. (Fig. 11c) — HOLFERTY (1904) fand bei *Mnium cuspidatum* oft den Kern der Bauchkanalzelle größer als den Eikern und meinte, daß zweifellos in solchen Fällen ersterer mit dem ♂ Kern kopulieren könne. SHOWALTER zeigte für *Riccardia pinguis* tatsächlich solche abweichenden sexuellen Kernverschmelzungen (unsere Fig. 11a). Am gleichen Objekt stellte dies bereits FLORIN (1916) und für *Sphagnum squarrosum* auch MELIN (1916) fest. 1920 beschrieb BRYAN die Fusion des Bauchkanalkerns mit dem Eikern bei *Sphagnum subsecundum* und damit einen Fall von Autogamie bei Moosen.

Polyspermie wird nach RICKETT und SHOWALTER öfters beobachtet. RICKETT (1923) hat bei *Sphaerocarpus Donnellii* 8 % solcher polyspermen Durchdringungen des Eies an Schnittpräparaten festgestellt. Ob dabei Kernkopulationen stattfinden können, ist fraglich. Nach Ansicht der gen. beiden Autoren erfolgt in solchen Fällen keine Kernvereinigung. (Fig. 10e).

§ 8. Chromosomen : Zahl, Größe, Form, Anordnung, Garnituren. Chromosomenzählungen sind allgemein nicht ganz

leicht vorzunehmen. So ist es besonders erklärlich, daß für die Bryophyten mit ihren i. a. kleinen Zellkernen und daher meist auch winzigen Chromosomen bis zum Erscheinen der TISCHLER'schen Karyologie nur verhältnismäßig wenige Zählungen vorgelegen hatten (a. a. Ort, S. 546). WETTSTEIN gab (1925) einige Ergänzungen zu der Liste

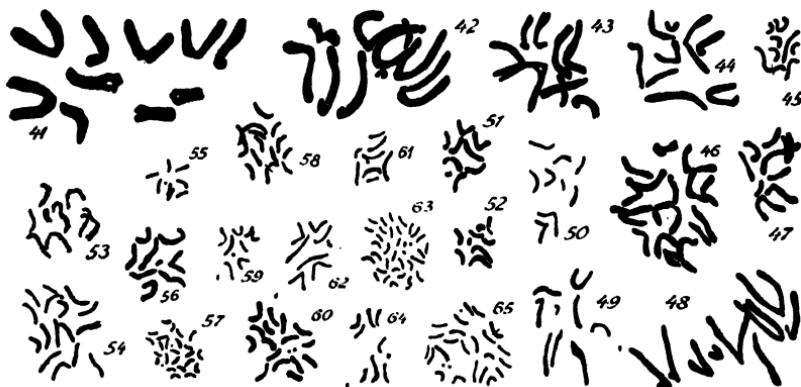


Fig. 12. --- Haploide Chromosomen-Garnituren verschiedener Lebermoose, gezeichnet aus scheitelnahen Zellen bei 3000 facher Vergrößerung. — Wenn nicht anders bemerkt, Metaphassen. — Nach HEITZ 1927. Bei der Reproduktion $\frac{1}{2}$ linear verkleinert. 41. *Riccardia pinguis*, unten rechts die beiden kleinen Chromosomen. 42. *Makinoa crispata* (deutliche Paarung der jeweils ähnlich gestalteten Chromosomen.) 43. *Petalophyllum Ralfsii* (idem). 44. *Pellia calycina*, die beiden unteren Chromosomen liegen in Wirklichkeit über den anderen. Der Klarheit wegen für sich gezeichnet. 45. *Blasia pusilla*. 46. *Pellia epiphylla* 47. *Pellia Neesiana*. 48. *Mörckia hibernica*, Telophasenhälften mit deutlich gepaarten Chromosomen. 49. *Androcryphia confluens*. 50. *Fossombronia caespitiformis*. 51. *Trichocolea tomentella*. 52. *Plagiochila asplenoides*. 53. *Marchantia palmata*, späte Prophase. 54. *Corsinia marchantioides*. 55. *Marchantia paleacea*. 56. *Dumortiera irrigua*. 57. *Fimbriaria venosa*. 58. *Riccia fluitans*. 59. *Monoselenium tenurum*. 60. *Plagiochasma elongatum*. 61. *Riccia glauca*. 62. *Ricciella*. 63. *Cephalozia bicuspidata*. 64. *Reboulia hemisphaerica*. 65. *Fimbriaria Blumeana*.

von Zahlen, in der Hauptsache durch Zählungen an seinen plurivalenten Rassen. Vgl. auch Tabulae Biologicae Bd. V (1929).

Gezählt wurde meist an den Äquatorialplatten der Antheridialzellen und bei den sporogenen Teilungen, namentlich bei der Reduktionsteilung. Somatische Mitosen waren nur in der Scheitelregion thalloser Lebermoose zum Zählen geeignet. HEITZ benutzt jetzt allerdings bei Anwendung seiner Zupf-Kochmethode vielfach solche Teilungen im Thallus, im Sproß-Scheitel und sogar in jungen Blättchen. Durch

diese zuerst (1925/26) an Laubmoosen erprobte und in der Folgezeit in großem Umfange bei Moosen angewandte Methode erleichterte HEITZ die Chromosomenzählung bei diesen schwierigen Objekten ganz beträchtlich und konnte überhaupt unsere karyologischen Kenntnisse bezüglich der Bryophyten bereichern. Seine Zählungen bei den *Hepaticae* sind in den Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (1927, Bd. 21), diejenigen bei den *Laubmoosen* in einer Tabelle in den Jahrbüchern f. wiss. Botanik (1928, Bd. 69) enthalten. Diese Angaben stimmen in vielen Fällen nicht mit den bis dahin bekannten überein, z. B.:

Funaria hygrometrica

14	F. v. WETTSTEIN	1927
20	E. HEITZ	1928

Polytrichum commune

6	VAN DEN DRIES	1912
6	WOODBURN	1915
7	E. HEITZ	1928

Polytrichum piliferum

6	DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN	1907, 1908
. 6	VAN DEN DRIES	1912
7	HEITZ	1928

Polytrichum juniperinum

6	DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN	1907, 1908
6	ARENS	1907
6	CH. E. ALLEN	1912
6	VAN DEN DRIES	1912
7	HEITZ	1928

Catharinaea undulata

16—17	M. WILSON	1911
14—16	HEITZ	1925
21	HEITZ	1928

Tab. 6: Chromosomenzahlen.

Die HEITZ'schen Untersuchungen an Lebermoosen bekräftigen das Vorherrschen von 8 gut sichtbaren Chromosomen. Sie machen außerdem mit einem kleinen, bisher fast ausnahmslos übersehenen m (= minor) Chromosom bekannt. Dieses auch 1921 von SHOWALTER für *Fegatella conica* und 1926 von HAUPT für *Preissia commutata* angegebene Chromosom wird für eine große Zahl von Spezies angezeigt. Wir kämen so zu der Grundzahl der Hepaticae 8+1(bezw.

$7+1,8+2$). Auch die bis 1927 nicht bekannt gewordenen Multipla von 8, also 16, 24 und 32 findet HEITZ. Wo solche Multipla vorliegen, erwartet man nun auch 2 bzw. 3 der angezeigten m-Chromosomen. Wie HEITZ berichtet, steht es bis jetzt damit so:

<i>Alicularia geoscyphus</i>	16 + 2	entsprechen den Erwartungen
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	32/33 + 3/4	
<i>Fimbriaria Blumeana</i>	23/24 + 2 (3?)	
" <i>venosa</i>	24 + 2	
<i>Corsinia marchantioides</i>	16	
<i>Riccia fluitans</i>	14 (— 15)	

Tab. 7: m Chromosomen in multiplen Chromosomensätzen von Lebermoosen (nach HEITZ 1927).

Das m-Chromosom fehlt anscheinend folgenden univalenten (mono-ploidien) Arten: *Marchantia polymorpha* 8 (+1?)

<i>Lunularia vulgaris</i>	8
<i>Blasia pusilla</i>	8 (— 9)

Form und Größe. Wenn wir die in Fig. 12 abgebildeten haploiden Chromosomen-Garnituren verschiedener Lebermoose betrachten, fällt uns auf:

1. Form und Größe der Chromosomen sind art spezifisch.
2. Die verschiedenen Chromosomen innerhalb einer Kernteilungsfigur (hier meist Metaphasen) lassen sich nach Form und Größe voneinander unterscheiden.

Unsere technischen Mittel reichen nicht aus, um jedes Chromosom in jeder Kernteilungsfigur wieder zu erkennen. Wie weit man aber trotzdem in der Gestaltanalyse von Chromosomensätzen bei Moosen gelangen kann und welche Aufschlüsse dadurch möglich werden, zeigen die Arbeiten von HEITZ (1928).

3. Eine gewisse allgemeine Gesetzmäßigkeit im Bau der Chromosomen ist vorhanden. Die meisten abgebildeten Chromosomen sind zweischenkelige Gebilde. Je nach Gleichheit oder Ungleichheit ihrer Schenkellängen sind sie als bilateral symmetrisch oder asymmetrisch zu bezeichnen (HEITZ 1925/26).— Nachdem NAWASCHIN's Behauptung (1912) von der allgemeinen Zweischenkeligkeit der pflanzlichen Chromosomen für eine

große Zahl von Monokotylen und für einige Dikotylen bewiesen worden ist, erbrachte HEITZ (1928) den Nachweis des gleichen Baues auch für die Chromosomen der Leber- und Laubmose. Wahrscheinlich liegt das Nichtenkennen der Bilateralität bei kleinchromosomaligen Arten tatsächlich nur an den Schwierigkeiten, die eben durch diese Kleinheit der Chromosomen hervorgerufen werden.

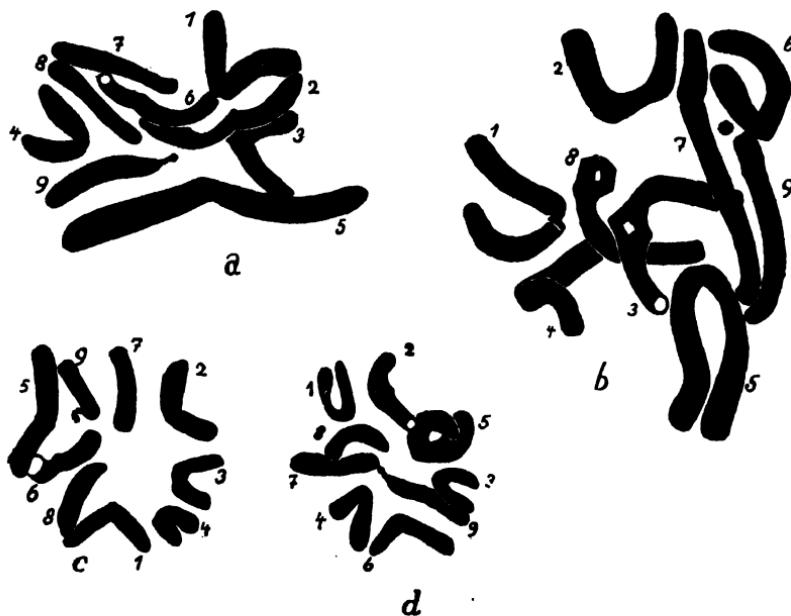


FIG. 13. — *Pellia Neesiana* ♀. Metaphasen. Die Chromosomen denen von *P. epiphylla* entsprechend numeriert. Symmetrische Chromosomen 1—6, asymmetrische 7—9. 5 ist das x-Chromosom. Der Trabant ist überall zu erkennen. Vergr. 3000 ×. — Nach HEITZ.

Bei weitgehend möglicher Gestaltanalyse der Chromosomensätze wird man — wie es hier auf Seite 198 für die drei *Pellia*-Arten geschehen ist (nach HEITZ 1928) — sowohl in schematischen Figuren, als auch durch Formeln die Idiogramme der Arten festlegen können. Die Chromosomenbeschreibung durch Formeln, wie sie HEITZ (1925/26 u. 1928) anwendet, hat den Vorzug, daß sie auf kurze präzise Weise über relative Größen- u. Symmetrieverhältnisse in einem Chromosomensatze orientiert. Die hier gebrauchten Zeichen sind leicht verständlich. Besonderer Erklärung bedürfen zwei: L. wird angewandt, wenn an einem langen Schenkel (L)

der Stumpf (.) eines stark verkürzten ansitzt. — L: kennzeichnet ein stark asymmetrisches Chromosom mit einem Trabanten. Dieser sitzt am distalen Ende des kurzen Astes als ein im Durchmesser dünnerer, an einem mehr oder weniger langen Faden hängender Körper = abgeschnürter Teil des Chromosoms. (Vgl. die Trabanten in unseren Fig. 13 u. 14).



FIG. 14. — *Pellia Neesiana* ♂. Metaphasen. Bezeichnung wie in Fig. 13. 5 ist das asymmetrische γ-Chromosom. Außer in c in allen Platten der Trabant zu erkennen, überall „gespalten“. — Vergr. 3000 ×. — Nach HEITZ.

HEITZ hat (1928) zum erstenmale Trabanten bei Moosen, und damit überhaupt bei Kryptogamen festgestellt: bei *Pellia Fabroniana* und *Neesiana*, bei *Mörckia hibernica* und bei *Aneura palmata*. Bei der monöcischen *Pellia epiphylla* fehlt der Trabant.

Die genotypisch festgelegte Konstanz der Verhältnisse in einem Chromosomensatze schließt nicht aus, daß alle möglichen äußeren und inneren Bedingungen ihren abändernden Einfluß geltend machen können. Verschiedene Zellen des gleichen Organismus, homologe Zellen verschiedener Individuen

der gleichen Moosspezies können Form- und Größen-Unterschiede zwischen homologen Chromosomen aufweisen. Es können ferner Unterschiede durch verschiedenes rasches Wachstum der Chromosomen bei ihrer Herausdifferenzierung aus dem Karyoplasma eines Kerns vorgetäuscht werden. Durch all das wird wiederum nicht nur allgemein die Identifizierung und Gestaltanalyse der Chromosomen, sondern auch die Feststellung genotypischer Differenzen außerordentlich erschwert. Hierzu vgl. man die HEITZ (1928) entnommene Fig. 13, die 4 haploide Metaphasen von *Pellia Neesiana* ♀ wiedergibt. Während bei a das Chromosom 5 riesengroß hervortritt, ist bei b, c, d kein großer Unterschied gegen die übrigen symmetrischen Chromosomen zu bemerken.

Durch die soeben gemachten Ausführungen werden Angaben der absoluten Größe von Chromosomen von vornherein in ihrer Bedeutung eingeschränkt. Immerhin mögen einige aus der bereits im § 5 erwähnten Arbeit LORBEERS (1930) hier folgen. Messungen der Chromosomen von *Sphaerocarpus Donnellii* erfolgten nach stark vergrößerter Zeichnung (6100 mal mit Abbé vergr. gezeichnet, weitere episkopische Vergrößerung auf 40 000 mal. $1\text{ }\mu = 40\text{ mm}$). Volumberechnung hauptsächlich mit Anwendung der Zylinderformel.

	♀	♂
Mittelwert der summarischen Autosomenlänge (7 Autosomen zusammen)	$19,62\text{ }\mu$	$17,21\text{ }\mu$
Mittelwert der Länge der Geschlechtschromosomen	$6,42\text{ }\mu$	$0,405\text{ }\mu$
Mittelwert des summarischen Autosomenvolumens (7 Autosomen zusammen)	$3,620\text{ }\mu^3$	$3,145\text{ }\mu^3$
Mittelwert des Geschlechtschromosomenvolumens	$2,205\text{ }\mu^3$	$0,0363\text{ }\mu^3$

Tab. 8: Chromosomengrößen v. *Sphaerocarpus Donnellii*, nach LORBEER (1930).

Die Variationskurven der Autosomenlängen aus männlichen und weiblichen Garnituren brachten ein unerwartetes Ergebnis: Sie verliefen nicht gleich oder ähnlich, sondern grundverschieden. Die Ursache dieser Autosomenmodifikation sucht LORBEER bei den Geschlechtschromosomen.

Ein Blick auf unsere Fig. 13 und 14 gibt für die Chromosomen von

Pellia Neesiana im männlichen Geschlecht ebenfalls im ganzen den Eindruck der Feinheit und Zierlichkeit gegen die weibliche Garnitur.



FIG. 15. — *Sphaerocarpus Donnellii*. Aequatorialplatte aus einem jungen Sporophyten. — Vergr. 3450 x. — Nach LORBEER.

HEITZ (1928 b, S. 777) stellt diesen Unterschied (allerdings nur für manche Fälle) wohl fest, nimmt aber phänotypische Bedingung an. Man könnte, da auch hier ein großes weibliches Geschlechtschromosom vorhanden ist, auch an genotypische Grundlagen — wie oben — denken.

§ 9. Geschlechtschromosomen.

In Größe und Form unterscheiden sich von den übrigen — den Autosomen — die geschlechtsbestimmenden Chromosomen, die Geschlechtschromosomen.

Die haplodizischen Lebermoose waren mit die ersten botanischen Objekte, bei denen man sie vermuten konnte und Forschungen nach ihnen anstellte. STRASBURGERS (1909 und 1910) diesbezügliche Bemühungen erstreckten sich auf die Sporenmutterzellen von *Sphaerocarpus* und *Marchantia*. Es gelang ihm nicht, morphologische Unterschiede in den Chromosomensätzen der beiden Geschlechter aufzufinden. Erst CH. E. ALLEN (1917 u. 1919) kam bei *Sphaerocarpus Donnellii* zum Ziel. Sein Befund war im Gametophyten

$$\begin{array}{l} \text{♀: 7 Autosomen + 1 großes X-Chromosom} \\ \text{♂: 7 Autosomen + 1 kleines Y-Chromosom} \end{array}$$

Im Sporophyten sah er nur 15 Chromosomen : 7 + 7 Autosomen + das große X-Chromosom. Trotz der angewandten Vergrößerung von 3800 konnte er das kleine Y-Chromosom im diploiden Satze nicht ermitteln. 1919 untersuchte Miss SCHACKE *Sphaerocarpus texanus* und stellte hier ebenfalls X- Y- Chromosomen fest. Sie gab allerdings keine Zeichnungen zu ihrem Befund. SHOWALTER unternahm in ALLENS Laboratorium

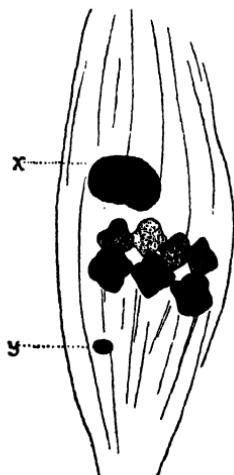


FIG. 16. — *Sphaerocarpus terrestris*. Metaphasen der heterotypischen Teilung. 7 Autosomengemini und 1 Heterochromosomenpaar. — Vergr. 3450 x. — Nach LORBEER.

die Untersuchung von *Conocephalum conicum* (1921) und *Riccardia pinguis* (1923). Bei beiden Lebermoosen konnte er keine Differenzen zwischen den Chromosomensätzen der Geschlechter feststellen. G. LORBEER's Untersuchungen (1923 — 25) erstreckten sich auf eine ganze Reihe von diözischen Lebermoosen bezüglich ihrer Chromosomensätze und ihres Geschlechtschromosomen-Mechanismus, zunächst auf die haploide und diploide Generation der 3 *Sphaerocarpus*-Arten: *Sph. Donnellii*, *Sph. texanus*, *Sph. terrestris*. Die Befunde von CH. E. ALLEN und Miss SCHACKE im Gametophyten wurden bestätigt. Gute Äquatorialplatten aus jungen Sporophyten zeigten deutlich (vgl. Fig. 15, nach LORBEER 1927) die beiden Chromosomensätze mit den auch in der diploiden Phase kenntlichen Geschlechtschromosomen. Hierin liegt also eine Ergänzung zu ALLENS Feststellungen. Weiter erwies sich die Metaphase der heterotypischen Teilung bei der Sporogenese als charakteristisch und bedeutungsvoll für den Geschlechtschromosomen-Mechanismus der Gattung *Sphaerocarpus*. Die Abbildung LORBEER's (unsere Fig. 16) zeigt das Zusammentreten der 7 Autosomen zu 7 Gemini in der Mitte der metaphasischen Spindel. Das 8. Chromosomenpaar, die ungleichen Partner X Y, trennen sich vorzeitig und zeigen auch in der Lage oberhalb, bzw. unterhalb des Äquators ein abweichendes Verhalten. In der Telophase (Fig. 17) sind die Chromosomensätze haploid geworden. Die nun folgenden gleichzeitigen homöotypischen Teilungen der beiden Tochterkerne bilden in der Sporenenttrade als Ergebnis 2 männlich und 2 weiblich bestimmte Sporen. Den gleichen „*Sphaerocarpus*-Typus“ der Geschlechtsbestimmung fand LORBEER auch bei *Riella helicophylla*. Bei *Riccia Bischoffii* verhalten sich die beiden Geschlechtsrealisatoren ebenso wie die X-Y-Chromosomen, sie sind aber in der Form völlig gleich. Deshalb bezeichnet sie LORBEER mit dem Buchstaben Z. Kurz ausgedrückt:

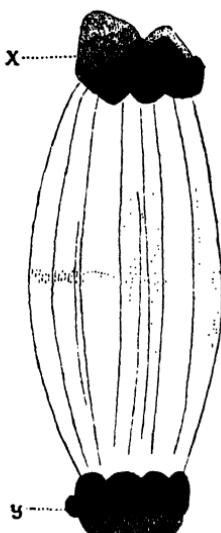


FIG. 17. — *Sphaerocarpus terrestris*. Telophase der heterotypischen Teilung. Am oberen Pol ein x-Chromosom und 7 Autosomen, am unteren ein y-Chromosom und 7 Autosomen. — Vergr. 3450. — Nach LORBEER.

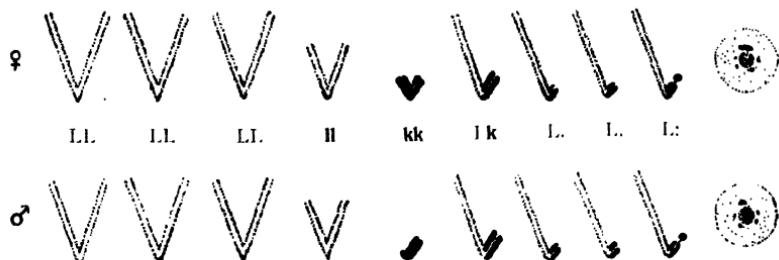
$$\frac{\text{♀} : 7 + \text{Z.}}{\text{♂} : 7 + \text{Z.}}$$

Vielleicht wäre es empfehlenswert, einen anderen Buchstaben als Z zu wählen, wenn MORGAN's Vorschlag (nach SCHRADER 1928) des Z als Bezeichnung der beiden gleichen Geschlechtschromosomen im homogametischen (♂) Geschlecht der Vögel und Schmetterlinge allgemein angenommen werden sollte. Die weiteren Forschungen LORBEER's bei *Blasia pusilla*, *Aneura pinguis*, *Marchantia polymorpha*, *Diplophyllum albicans*, *Scapania nemorosa* nach Geschlechtschromosomen brachten ein negatives Ergebnis. Immerhin hält LORBEER es für möglich, daß sie in einem den Autosomen äußerlich gleichenden Paar zu suchen sind. — MC. ALLISTER (1928) kommt bei *Riccia Curtissii* auf Grund genauer Gestaltanalyse ebenfalls zu dem Ergebnis, daß hier keine sichtbaren Differenzierungen zwischen den Garnituren der beiden Geschlechter vorliegen. Dieselbe Feststellung machte JOHNSON (1929) bei *Plagiochila adiantoides*, im Gegensatze also zu HEITZ' Ergebnis (1928a) bei *Plagiochila asplenoides*. Für *Pellia Neesiana* wies SHOWALTER (1928) ein sehr großes X-Chromosom im ♀ Geschlecht nach. Das entsprechende Y-Chromosom des Männchens konnte er nicht auffinden. HEITZ gelang diese Entdeckung (1928) mit Hilfe der gestaltanalytischen Methode¹⁾. — Die Forschungen von HEITZ (1928) bezüglich der Geschlechtschromosomen der Leber- und Laubmoose erbrachten zunächst den Nachweis, daß das von ihm bei den Hepaticae als weit verbreitet erkannte m (= minor) Chromosom der getrenntgeschlechtlichen *Pellia Fabroniana* ein Geschlechtschromosom ist. Es gelang ihm ferner, auf Grund genauer Gestaltanalyse das diesem Geschlechtschromosom homologe Chromosom bei der gemischtgeschlechtlichen *Pellia epiphylla* aufzufinden, das sich auch in der Prophase und Interphase gleich dem Geschlechtschromosom verhält (Heteropyknose, s. weiter unten). Somit wäre bei einer gemischtgeschlechtlichen Pflanze ein als Geschlechtschromosom anzusprechendes Chromosom aufgefunden worden. — Die X-Chromosomen sind bei *Pellia* symmetrisch, die Y-Chromosomen durch Verkürzung eines Schenkels asymmetrisch geworden. HEITZ nimmt für die X-Y-Chromosomen der Pflanzen dieses Verhältnis als allgemein gültig an. Vgl. die schematische Darstellung

¹⁾ Die Befunde LORBEERS (1927), wonach die beiden diöcischen *Pellia*-Arten, *P. Fabroniana* und *P. Neesiana*, im männlichen Thallus 7, im weiblichen 9 ungefähr gleich große Chromosomen aufweisen sollen, das weibliche Geschlecht also durch das Plus eines x- x- Geminus realisiert werden soll, sind durch die Nachprüfung von HEITZ (1928a) widerlegt worden.

der Chromosomengarnituren der 3 *Pellia*-Arten in Fig. 18. Der gleiche Formunterschied wie hier zwischen homologen Chromosomen der beiden Geschlechter einer Art wurde von verschiedenen Forschern zwischen homologen Chromosomen der einzelnen Arten einer Gattung

Pellia Fabbroniana.



Pellia epiphylla.



Pellia Neesiana



FIG. 18. — Schema der Chromosomengestalt und Heteropyknose bei den drei *Pellia*-Arten. Gilt für Prophase und frühe Telophase. Rechts Zellkerne. Das Heterochromatin der Autosomen von *P. Fabroniana* punktiert, da noch nicht sicher festgestellt. — Nach HEITZ.

aufgefunden. In beiden Fällen, die daher in Parallele gestellt werden dürften, gehen damit Änderungen in den Organisationsmerkmalen einher. Vgl. auch ALLEN 1919: Annahme einer Korrelation zwischen dem „schnelleren, größeren Wachstum des ♀ gegenüber dem ♂ Ga-

metophyten von *Sphaerocarpus Donnellii* und dem großen X-Chromosom dieses Lebermooses.

Form- und Größenunterschiede zwischen Chromosomen eines Satzes können oft leicht festgestellt werden. Qualitative Unterschiede nachzuweisen, gelingt in der Regel nur auf indirekte Weise. Bei den Moosen ist eine qualitative Besonderheit ganzer Chromosomen und Chromosomenteile direkt zu beobachten. Wir erörterten schon die abseitige Lage der Geschlechtschromosomen während der Metaphase. Auffallender noch ist ihr Verhalten und auch das gewisser Autosomenteile, das durch SHOWALTER (1928) und HEITZ (1928) erstmalig erkannt und beschrieben wurde. Die schematische Darstellung in unserer Fig. 18 veranschaulicht sehr gut die Beobachtungen. Die hier in der Zeichnung stark hervorgehobenen Chromosomenteile verhalten sich abweichend von den übrigen Bestandteilen der Garnituren: Sie werden in der Telophase nicht unsichtbar, sondern lassen sich noch in Interphase-Kernen als distinkte, wenn auch zusammengeschmolzene Massen, die dicht am Nukleolus liegen, beobachten. In der Prophase eilen diese hervorgehobenen Teile den übrigen in der Entwicklung voraus, so daß also ihr Verhalten auf eine für sie bestehende Verkürzung der Interphase hinausläuft. Ein solches abweichendes Verhalten wurde zuerst (HENKING 1891) an den Geschlechtschromosomen (und nur an diesen) während der Reifungsteilungen bei Insekten festgestellt und dort als „Heteropyknose“ bezeichnet. Der Ausdruck wird von HEITZ beibehalten, obwohl bei den Moosen nicht nur die Geschlechtschromosomen, sondern auch Teile der Autosomen sich abweichend verhalten, und zwar bei allen -- auch den somatischen -- Mitosen.

SHOWALTER beobachtete die Heteropyknose bei *Pellia Neesiana* ♀, HEITZ studierte sie ebenfalls zuerst bei den *Pellia*-Arten, fand aber bald heraus, daß *Pellia* absolut keinen Sonderfall darstellt, sondern daß die Heteropyknose bei den Mooszellkernen weit verbreitet ist. Er konnte sie in schnellen, orientierenden Untersuchungen mit Hilfe seiner Kochmethode bei allen untersuchten Gattungen akrogyner Jungermanniaceen (= 21 Arten aus ebensoviel Gattungen), 6 Arten anakrogyner Jungermanniaceen, 7 Marchantiaceen und 70 Arten von Laubmoosen aus 20 Familien feststellen. Nach diesem Befund, daß nicht nur bei der monözischen *Pellia epiphylla*, sondern

auch bei anderen gemischtgeschlechtlichen Moosen, vor allem bei vielen derartigen Laubmoosen ein (bezw. bei polyploiden Arten mehrere) heteropyknotisches Chromosom vorhanden ist, das mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang stehen müßte, komplizieren sich die Dinge. HEITZ, der zuerst (1928a) nicht angestanden hatte, auch bei den monöcischen Laubmoosen das heteropyknotische Chromosom als Geschlechtschromosom zu bezeichnen, nennt es bald darauf (1928b) Heterochromosom i. S. von MONTGOMERY (1904), womit nur das abweichende morphologische Verhalten gegenüber

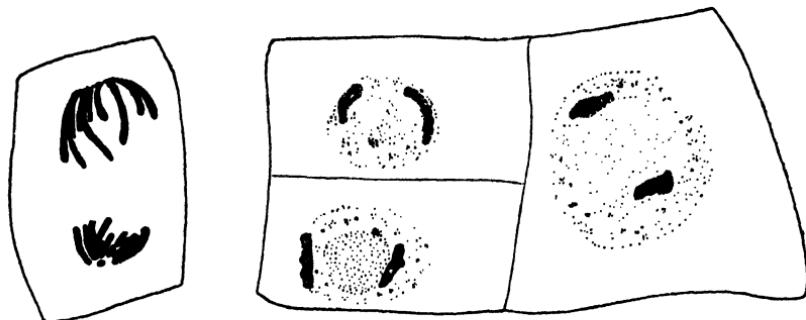


FIG. 19. — *Hookeria lucens*. Anaphase und drei aus einer Zelle hervorgegangene Tochterzellen. Die Heterochromosomen liegen entsprechend den stattgehabten Zellteilungen. — Vergr. 3000 X. — Nach HEITZ.

den anderen, den Euchromosomen, nicht aber die genetische Beziehung der Geschlechtsbestimmung zum Ausdruck gebracht wird.

Das Geschlechtschromosom zeigt die stärkste Heteropyknose. Wo kein Geschlechtschromosom vorhanden ist, fehlt auch bei den Autosomen die Heteropyknose einzelner Teile. Aus beidem folgt HEITZ, daß auch die Heteropyknose der Autosomen bedingt oder bedingend im Zusammenhang mit dem Geschlecht stehe.

Die Feststellung der Heteropyknose nicht nur für die Geschlechtschromosomen, sondern auch für bestimmte (immer dieselben) Teile von Autosomen veranlaßt HEITZ dazu, allgemein das Chromatin der heteropyknotischen Chromosomenteile als „Heterochromatin“ dem „Euchromatin“ der übrigen Teile gegenüber zu stellen. Diese Unterscheidung soll lediglich morphogenetische Verhältnisse kennzeichnen, keineswegs etwa chemisch-physikalischer Art sein: In der Längsrichtung der Chromosomen bestimmt gelegene Abschnitte — Heterochromatin — erfahren in der Telo-

phase nicht die übliche Rückbildung und eilen in der Prophase den übrigen Teilen — dem Euchromatin — in der Ausbildung voraus.

Diese soeben charakterisierten heteropyknotischen Abschnitte sind nach HEITZ den bekannten Chromomeren gleichzusetzen. Aus dem Heterochromatin (= den Chromomeren) bleiben im Ruhekern Chromatinansammlungen erhalten, die — öfters verschmelzend — als die ebenfalls bekannten Chromozentren zu deuten sind (HEITZ 1929). Vergl. Fig. 18 u. 19. In den Prophasen sind diese Chromozentren nicht — wie meist angenommen wurde — einfach Bildungszentren der Chromosomen = „Prochromosomen“, sondern die euchromatischen Stücke bilden sich völlig neu unter Wahrung des Zusammenhangs mit den zu ihnen gehörigen heterochromatischen Stücken, die in der vorigen Telophase sichtbar geblieben waren. Dieser Auffassung von HEITZ, die mehrere Beobachtungen in einen einleuchtenden Zusammenhang bringt, widerspricht KÜHN (im gleichen Jahrgang der Berichte d. D. Bot. Ges. 1929) auf Grund von Untersuchungen an Phanerogamen.

In seiner *Sphaerocarpus*-Arbeit zeigt LORBEER (1930) die Heteropyknose des großen X-Chromosoms, das seine stärkere Färbbarkeit gegenüber den übrigen Chromosomen auch in der Metaphase beibehält.

Zum Schlusse dieses §, wenn auch nicht ganz streng hierher gehörig, möge eine Tabelle von HEITZ (1927) vermutete Beziehungen zwischen Valenz und Geschlechterverteilung bei Lebermoosen illustrieren:

Chromosomenzahl	Gezählte Arten	Davon monöcisch	Davon diöcisch
8 + 1 (8 + 2, 7 + 1)	33	27 %	73 %
16 24 32 (16 + 2, 24 + 2, 32 + 3/4)	14	100 (93?) %	0 (7?) %

Tabelle 9, nach HEITZ (1927).

Es gibt primäre und sekundäre Monöcie bei den Lebermoosen. Die primär monöcischen haben die gleiche Chromosomenzahl wie die diöcischen. Die sekundär monöcischen sind durch Chromosomen-

verdoppelung aus diöcischen entstanden. Sekundäre Monöcie ist bei den Hepaticae mindestens ebenso häufig wie primäre. Bei Artpaaren (monöcisch — diöcisch) ist anzunehmen, daß die diöcische Art monoploid, die monöcische Art polyploid ist und damit letztere nach der Chromosomenplasmarelation das größere Zellnetz besitzt. Vgl. die Tabelle am Ende des § 5.

§ 10. Chromosomen : Formwechsel und Bewegung. Das Verhalten der Nukleolen. Die Chromosomen bilden sich in der Prophase aus dem Karyoplasma. Da sie bei ihrem Entstehen, ebenso wie

die übrig bleibende Kerngrundsubstanz, anscheinend relativ flüssiger Konsistenz sind, ergeben sich bei der Fixierung der ersten Prophasezustände Schwierigkeiten und häufig Entstellungen des wirklichen Bildes. So kommt es, daß meistens über die Einzelheiten der 1. Phase (wie

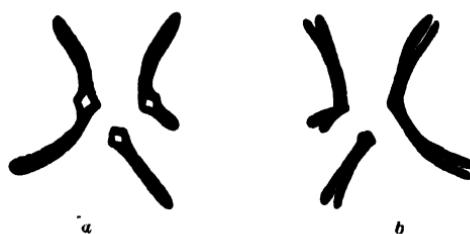


FIG. 20. — Schema der „sukzedanen Spaltung“. *a* zentrifugale (*Pellia, Anura*); *b* zentripetale (z.B. *Crepis, Ranunculus*). — Nach HEITZ.

auch der letzten) entweder gar keine, oder wenige und einander widersprechende Urteile vorliegen.

Auch hierin sind die Moose mit ihren kleinen Zellkernen besonders schwierige Objekte. Nach meinen eigenen Beobachtungen an zahlreichen Schnittpräparaten treten die Chromosomen zuerst als feine Fäden an der Kernperipherie auf.¹⁾ Übereinstimmend damit schreibt LORBEER (1930): „Die Autosomen sind zu dieser Zeit (Prophase), noch als zart gefärbte Granulafäden an der Peripherie der Kernmembran verteilt.“ Auch die zahlreichen Bilder von HEITZ (1928b), die Prophasen darstellen, legen es nahe, daß die Chromosomenbildung nach diesem Typus erfolgt. BAGCHEE (1924) beobachtete die knotige Zusammenziehung des Chromatin-Retikulums an verschiedenen Punkten des zarten Spirems im Verlaufe der Chromosomenausbildung bei allen spermatogenen Mitosen. JOHNSON (1929) befindet sich in Übereinstimmung mit ihm, wenn er für die gleichen Vorgänge ein peripherisches Chromatinretikulum angibt, auf dem sich die chromatischen

¹⁾ Vgl. auch Fig. 10 h.

Massen verdicken und zur Bildung der Chromosomen zusammenziehen. Nach alle dem erfolgt die Chromosomenausbildung nach dem II. Typus BĚLAŘ's (1928, S. 51). Über ihre angebliche Bildung aus dem Chromatin-Nukleolus vergl. § 8.

Die Beziehung der Chromosomenausbildung zu sogenannten Chromozentren oder Prochromosomen wurde in § 9 behandelt.

Die bereits in der (frühen ?) Prophase vollzogene Längsspaltung der Chromosomen bildet HEITZ in zahlreichen Figuren (1928 b) ab. Sie sind nach Präparaten gezeichnet, die mit Hilfe seiner Kochmethode ohne Einschluß und Schneiden hergestellt wurden. Die feinen Einzelheiten, die seine Bilder aus der schwierigen Prophase (und Telophase) bringen, zeugen zu Gunsten der angegebenen Methode. — Erst in der Metaphase wird längs durchgespalten, reißen also die Hälften auseinander. Wir können mit HEITZ (1928a, S. 736) folgende Arten der Durchspaltung unterscheiden:

1. simultane,
2. sukzedane : a) zentrifugale,
b) zentripetale.

Bei *Pellia*, *Aneura* u. a. *Jungermanniaceen* tritt die Spaltung sukzedan zentrifugal ein, d. h. vom Zentrum — der Umbiegsungsstelle, dem proximalen Ende — aus nach den distalen Enden der Chromosomen zu schreitet die Durchschneidung der Hälften fort und macht damit gleichzeitig symmetrische und asymmetrische Chromosomen kenntlich. Vergl. Fig. 13 u. 20. Die anderen Spaltungsarten sind danach leicht zu bestimmen.

Das nunmehr erfolgende Auseinanderweichen der entstandenen Tochterchromosomen kann bei allen Arten der Spaltung gleich sein: Die proximalen Enden weichen zuerst auseinander. So kommt es zu der charakteristischen Lagerung in der Anaphase und Telophase, derart, daß die proximalen Enden, die Umbiegsstellen, nach dem Polfeld deuten, die freien Schenkel der Chromosomen aber fast parallel nach dem Äquator zu verlaufen (Fig. 21). Auch hier lassen sich symmetrische und asymmetrische Chromosomen unterscheiden. Das kleine m-Chromosom liegt am Pol.

In der Telophase verschwinden die sogenagerten Chromosomen, lösen sich auf bis auf die sichtbar bleibenden heteropyknotischen Stücke oder ganzen Chromosomen. Ihre neue

Ausbildung in der kommenden Prophase läßt sie in der telophasischen Anordnung, also in der Polfeldlagerung, auftreten. „Demnach würden die Chromosomen in der Telophase als solche zwar verschwinden, die sie zusammensetzenden Teile aber diejenige Anordnung im Kern behalten, welche der Gestalt jedes einzelnen Chromosoms entspricht. (HEITZ 1928 a, S. 740).“ Diese Auffassung wird noch gestützt durch den Nachweis, daß das Heterochromatin die Lage heteropyknotischer Chromosomen und heteropyknotischer Chromosomenstücke kennzeichnet. Vgl. Fig. 19 u. 18.

All das spricht für die Theorie der Erhaltung der Chromo-

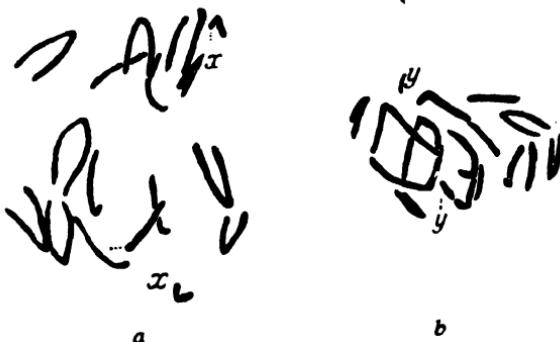


FIG. 21. — *Pellia Fabbrioniana*. Anaphasen aus dem Thallus, links ♀, rechts ♂; das x-Chromosom symmetrisch, das y-Chromosom asymmetrisch. In a in beiden Telophasenhälften alle symmetrischen und asymmetrischen erkennbar.

— Vergr. 3000 ×. — nach HEITZ.

somen individualität und zwar in der Fassung der morphogenetischen Kontinuität der Chromosomen: „Die in der Telophase einer Kernteilung in die Tochterkerne einbezogenen Chromosomen bleiben auch in der Interphase in irgendeiner (wenn auch noch so abgeänderten) Form als selbständige Individuen erhalten, kommen also in der nächsten Prophase im wahren Sinne des Wortes wieder zum Vorschein (BĚLAŘ 1928, S. 249).“ — Weniger gut übereinstimmend damit, wenn auch nicht unbedingt widersprechend, ist die Tatsache der Zusammenschmelzung und schließlichen „Zerstäubung“ der heterochromatischen Teile in Interphasenkernen nahe der Scheitelzelle (HEITZ 1928 b, S. 786).

Mit der Auffassung der morphogenetischen Kontinuität der Chro-

mosomen ist ein „kontinuierliches Spirem“ nicht recht vereinbar. Die Figuren von HEITZ (1928 b) weisen auf isolierte Chromosomendifferenzierung in der Prophase hin.

Ausbildung, Rückbildung und Formveränderung der Chromosomen, Anlage des Längsspalts, Durchspaltung und erstes Aus-einanderweichen der Spalthälften vollzieht sich ohne Hilfe eines Apparates. Man kann also mit BĚLAŘ (1928, S. 57) von der „Autonomie des Chromosomenformwechsels“ sprechen. Über den weiteren Kernteilungsmechanismus, der zur geordneten Anaphasebewegung der Chromosomen führt, liegen beim Zellkern der Bryophyten keine besonderen Beobachtungen vor, die die vermutete Rolle der Spindel als Transport- und Verteilungsapparat der Chromosomenhälften beweisen könnten. LORBEER (1930) beobachtete bei allen Chromosomen von *Sphaerocarpus* eine helle (achromatische) Stelle da, wo die metaphasische Winkelung eintritt. Er nimmt hier eine besondere „Gelenksubstanz“ an, die mit einer aktiven Zugbewegung der Chromosomen längs der Spindelfasern zu den Polen hin in Beziehung steht.

Die Frage des Zentralkörpers wurde im § 6 erörtert. Die Spindel, die in manchen Fällen (Spermatogenese) an lang ausgezogenen, polwärts gelagerten Plastiden verankert erscheint, ist in diesen Fällen breit tonnenförmig, apolar.

Das Verhalten des Nukleolus während der somatischen Mitosen ist genau so wie bei den höheren Pflanzen (HÖFER 1928, S. 698). Auch für die spermatogenen Teilungen beobachteten BAGCHEE (1924) und JOHNSON (1929) das gleiche Verhalten. Wir können deshalb auch bezüglich der inneren, stofflichen Beziehungen der Nukleolen zur Chromosomenbildung auf die Erörterungen verweisen, die in den zahlreichen Arbeiten an höheren Pflanzen um dieses Problem gepflogen werden. Die stoffliche Natur und die biologische Rolle der Nukleolen waren von jeher und sind in jüngster Zeit wieder die Gegenstände regsten Interesses. Dabei werden aber weit mehr Theorien aufgestellt als wirkliche Erkenntnisse gewonnen. Ich gebe als Orte, an denen man Literaturlisten und -besprechungen, auch Auseinandersetzungen mit den zahlreichen Theorien findet, ausser TISCHLER (1921/22) und BĚLAŘ (1928) folgende an: SCHÜRHOFF (1918), HAASE-BESSEL (1928), ZIRKLE (1928), SCHAEDE (1929) und HEITZ (1931).

Ob sich BĚLAŘ's Meinung (1928, S. 77) von der absoluten Unbeteiligung der Nukleolen („weder substanzuell noch anderswie“) an der Chromosomenbildung aufrecht erhalten lassen wird, erscheint mir fraglich. Mehr als Ansichten hierüber kann man allerdings bis jetzt nicht haben, mehr als Indizien für ihre Beteiligung liegen nicht vor. In welcher Form diese Beteiligung erfolgt, ob nach der Theorie von der Reservestoffnatur des Nukleolus, ob nach der jüngeren Transformationshypothese Mc. KATER's (1929), kann bis jetzt nur geräumt werden.

HEITZ (1931) unterläßt in seiner neuesten Arbeit über pflanzliche Nukleolen, die uns hier besonders interessiert, weil sie auch den Nukleolus der Moose betrifft, jede Fragestellung nach der physiologischen Bedeutung, weil sie vorläufig unfruchtbare ist. Er hält sich gänzlich an die Feststellung des Tatsachenbestandes. Die Erkenntnis der Gesetzmäßigkeit in Lage, Zahl, Größe und Form der Nukleolen in Schwesterzellen, die bereits STRASBURGER (1888) hatte, bringt HEITZ zur Aufstellung der Arbeitshypothese, einzelne bestimmte Chromosomen möchten mit der Bildung je eines Nukleolus in ursächlichem Zusammenhange stehen. Als Orte der Entstehung erweisen sich die Trabantenchromosomen, um deren achromatische Fäden sich zunächst ringförmig unterhalb des Trabanten die nukleolaren Massen konzentrieren. Die primäre Ringform ändert sich sekundär zur Kugel und weiter durch Zusammenfluss der einzelnen Nukleolen zu unregelmäßigen Formen um. Die Zahl entspricht primär der Anzahl der vorhandenen Trabantenchromosomen. (Man kann also aus der Anzahl der Nukleolen die Zahl dieser „Nukleolenchromosomen“ voraussagen.) Zum Beispiel haben *Pellia Neesiana* und *Makinoa crispata* im Gametophyten je ein Trabantenchromosom, also auch einen Nukleolus, *Aneura pinguis* mit 2 Nukleolen ließ beim genauen Suchen auch 2 Trabantenchromosomen in Thalluszellen erkennen. Für den Sporophyten müssen die Zahlen verdoppelt werden. Der sekundäre Zusammenfluß ändert auch die Anzahl der primären Nukleolen ab. Die Größe der entstehenden Nukleolen ist abhängig von dem nukleolaren Stoff, der während der Telophase im Kern auftritt, und richtet sich nach der Höhe der achromatischen Fäden, an denen die Nukleolen entstehen. Woher der erwähnte Stoff stammt, ist ungewiß. Auch über die Art der Bildungsvorgänge läßt sich nichts Bestimmtes sagen.

CHAPTER VIII

PHYSIOLOGY

by

A. J. M. GARJEANNE (Venlo)

§ 1. Introduction and short review of the chief literature. Though physiological data on the Bryophytes may be met with in nearly every treatise and paper on plant physiology, physiological anatomy, experimental morphology, ecology, biochemistry etc, a comprehensive review of the physiology of the Bryophytes has never been written. To bring together all our knowledge of the life and development of the Bryophytes needs a search through the literature of the subjects mentioned, as well as through that of some others, more or less closely connected with physiology proper, such as cytology and genetics. On the other hand, the gametophyte of the mosses and liverworts resembles the higher green plants in many respects and there is little difference, if any, in the mode of photosynthesis in the two groups of plants. This physiological resemblance between of the Bryophytes and the higher green plants is so far reaching, that the bryologist, if at all physiologically interested, can turn to the hand- and textbooks of general plant-physiology.

After the early work of MIRBEL, v. MOHL, SCHIMPER and others little more was done till, following the publication of GOEBEL's „Die Muscineen” that long series of papers began to appear on which our present knowledge is founded. Another standard work, GOEBEL's “Organographie. II. Bryophyta” is of still greater value to the modern bryologist and, though the scope of “Die natürlichen Pflanzenfamilien” is mainly systematic, the introductions and long enumerations of literature in the bryological parts are of much value from the physiological point of view.

It is absolutely impossible to deal critically with the mass of

literature in a short space. Some of the literature after 1900 is cited in the following chapters and a list of bryological literature from 1909—1920, excluding the purely systematic, is to be found in "Vakblad voor Biologen", 1920, Nr. 4. In this section only a few books and papers are cited, on which our more recent knowledge is based.

The first pure cultures of Bryophytes were made by SERVETTAZ¹⁾ and v. ÜBISCH²⁾. The importance of such cultures was demonstrated by PRINGSHEIM (in Jahrb. f. wiss. Bot. 1924) who proved the existence of two different forms in *Leptobryum pyriforme*, one fertile and one sterile. The physiological functions of the rhizoids and the transport of water in Bryophytes have been investigated repeatedly, e.g. by OLMANNS³⁾, LORCH⁴⁾ and PAUL⁵⁾. Many interesting data on the water-economy of the mosses can be found in GREBE.

Photosynthesis in the mosses has been investigated by HABERLANDT⁶⁾ and that of the sporogonium in particular by MAGDEBURG⁷⁾. Many peculiarities of the nutrition of saprophytic and epiphytic mosses are mentioned by HABERLANDT: Über saprophytische Laubmose (Jahrb. f. wiss. Bot. VII). A new type of mycorrhizal structure has been discovered by NĚMEC⁸⁾, these infections and others by *Mucor rhizophilus* have been shown to be wide spread in the foliose *Jungermanniales* by GARJEANNE⁹⁾, and the occurrence of fungal hyphae in other liverworts has been established by many others. Regeneration in the Bryophytes, one of their most striking properties, has been repeatedly investigated by GOEBEL¹⁰⁾ and his many pupils; regeneration of the liverworts has been dealt with by KREH¹¹⁾ especially. A most important book on asexual reproduction in the

¹⁾ SERVETTAZ. Sur les cult. d. Mousses en milieux stérilisés. (Compt. rend. 1912).

²⁾ v. ÜBISCH. Sterile Mooskulturen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1913).

³⁾ OLMANNS. Ü. d. Wasserbew. in der Moospflanze. Inaug. Diss. (also in Cohn's Beiträge 1884).

⁴⁾ LORCH. Beitr. z. Anatomie u. Biologie d. Laubmose. (Flora 1894).

⁵⁾ PAUL. Beitr. z. Biologie d. Laubmoosrhizoiden. (Engler's Jahrb. 1903).

⁶⁾ HABERLANDT. Beitr. z. Anatomie u. Physiol. d. Laubmose. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1886).

⁷⁾ MAGDEBURG. Die Laubmooskapsel als Assim. organ. (Inaug. Diss. 1886).

⁸⁾ NĚMEC. Die Mykorrhiza einiger Lebermoose. (Ber. d. d. bot. Ges. XVII).

⁹⁾ GARJEANNE. Die Verpilzung d. Lebermoosrhizoide. (Flora 1911).

¹⁰⁾ GOEBEL. Organographie. II. Bryophytes.

¹¹⁾ KREH. Ü. d. Regeneration d. Lebermose. (Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. XC. 1909.

mosses is that of CORRENS¹⁾, but many others have contributed to our knowledge of the vegetative reproduction of mosses²⁾ and liverworts³⁾.

The tropisms and reactions of Bryophytes under the influence of stimuli have been generally investigated by NĚMEC (especially the direction of growth in certain mosses) in Jahrb. f. wiss. Bot. 1906; BUCH⁴⁾ has experimented on the geo- and phototropic properties of liverworts. The influence of light on the growth of the rhizoids and on the gemmae in *Marchantia* and *Lunularia*, the chemotropic movements of other rhizoids etc. have been the subject of many investigations, e.g. by WEINERT⁵⁾, NAGAI⁶⁾, BUCH⁷⁾.

We will end this rather lengthy, though extremely incomplete, review with references to the papers of ÅKERMAN on the chemotaxis of spermatozoids (Zeitschr. f. Bot. 1909), of STEINBRINCK on the hygroscopic movements, especially those caused by the cohesion of water in air-tight cells (see page 227) and of SENN on his important investigations of the movements of chloroplasts (1908, 1909, 1917, 1919).

In all these books and papers a more complete account of the literature will be found; some titles of important papers are cited in the following chapter, while in the other chapters many references are to be found to literature more or less important to the physiologist.

One of the striking features of the Bryophytes is that the generation, which catches the eye as being the "true" plant is haploid. Since the higher green plants are diploid, one might think this difference would cause some difference in physiological properties. The very important researches of EL. and EM. MARCHAL

¹⁾ CORRENS. Die Vermehrung d. Laubmoose durch Brutorgane u. Stecklinge 1899.

²⁾ JONGMANS. Ü. Brutkörper bildende Laubm. (Rec. d. trav. bot. Néerl. III. 1907).

³⁾ BUCH. Ü. d. Brutorg. d. Lebermoose. Diss. Helsingfors 1911.

⁴⁾ BUCH. Physiol. u. Experiment. morphol. Studien an beblätterten Leberm. (Finska Vetensk. Soc. Förh. 1921).

⁵⁾ See page 227.

⁶⁾ BUCH. Ü. d. Photo- und Hydrotropismus der Lebermoospflanze. (Översikt av Finska Vetensk.-Soc. Förh. 1921—22).

⁷⁾ NAGAI. Induced adventitious growth in the gemmae of *Marchantia*. (Bot. Magazine 1919).

have shown, among other things, that even tetraploid gametophytes of *Amblystegium serpens* are normal in appearance, though the leaf-cells are twice as big as those of the normal, haploid gametophyte¹⁾. They have also found that differentiation of the sexes takes place in sporogenesis, the protonema being already sexually determined from the spore. After obtaining gametophytes aposporously in strictly dioicous mosses (e.g. *Bryum argenteum*, *Mnium hornum* etc.) they found they were hermaphrodite, unlike to the normal gametophyte, which is unisexual. Their diploid eggs proved to be sterile, though those of non-dioicous diploid gametophytes are fertile.

Mosses and liverworts can be cultivated on agar-agar, gelatine etc., containing solutions of salts. The results are, in most cases, very fair. A reliable method for cultivating the Bryophytes on their natural substrata in the laboratory would however be of great value to the physiologist. In most cases the tufts of mosses and especially of liverworts, taken from their natural substratum in the laboratory and cultivated *in vitro*, either dry out or become covered with mould after a few days. Though it is sometimes possible to grow them for a shorter or longer period, in the end they always die: this is certainly a great handicap to gaining a more intimate knowledge of the life of the Bryophytes.

§ 2. Nutrition. The Protonema of mosses is known to grow on a large variety of substrata, inorganic and organic. In fact, given a certain degree of moisture, protonema may be found in places where no fully developed moss could possibly exist. (The protonema of liverworts is much less conspicuous). This proves not only its adaptability, but shows also that the merest traces of nutritive salts are sufficient for its development. Weak solutions of salts, such as are used for cultivating the higher green plants, will also serve for growing protonema (KNOP, v. d. CRONE, MARCHAL etc.), but, generally speaking, weaker solutions give better results and a concentration of more than 0,5 % salt is in most cases unfavourable. A fairly large number of analyses of different species has been made

¹⁾ Diploid cells of the gametophyte of *Anthoceros* however are found to be smaller than the haploid cells.

and though all contain the normal elements, they show great specific and individual differences. The amount of pure ash in liverworts varies between $\pm 3\%$ (*Mastigobryum*) and $\pm 9\%$ (*Pellia*); in the mosses it is not nearly so high ($\pm 3\%$ in *Sphagnum*, 2.32% in *Pleurozium Schreberi*, 3.05% in *Hylocomium splendens*, 3.92% in *Hypnum triquetrum*, but it may even fall below 2% or rise to nearly 6.5% in other mosses)¹⁾.

The life-history of many species shows us how the conditions for development may be improved: thus a rich growth of protonema of the *Splachnaceae* will grow in solutions to which a decoction of manure has been added, epiphytic species benefit from a decoction of bark or wood, etc.²⁾.

The protonema is fixed to its substratum by rhizoids, but they are of little value for the adsorption of water or salt solutions. The fully developed protonema, growing luxuriantly among the leafy stems of other mosses, often has no rhizoids at all.

Nearly every cell in a Bryophyte has the power of forming new protonema; CORRENS has shown that it may grow from almost any part which has become detached from its mother plant. Under certain conditions (moisture, weak light, low temperature) the protonema may grow indefinitely without budding and forming a leafy stem. When drying out, thick-walled bulbils or elongated cell-complexes are formed from which new protonema grows immediately as soon sufficient water can be absorbed.

Photosynthesis in the protonema. Normal rhizoids excepted, all cells of the protonema contain enough chloroplasts to be able to assimilate carbon dioxide in the manner of the leaves and thalli and of the higher green plants. Starch is readily formed; sugar, added to the nutritive solution, causes an increased starch production and effectively hinders the transport of soluble carbohydrates. Most of the older parts and many thick-walled cells contain oil drops, which disappear when new protonema is regenerated from these cells. The oil bodies of liverworts however remain unchanged.

A number of species (*Andreaea*, *Schistostega*, *Tetraphis* etc.) have

¹⁾ CZAPEK. Biochemie der Pflanzen. II. 1920, where the literature is cited.

²⁾ KILIAN, Cultures d'hépatiques (C. r. Soc. biol. 1924) demonstrates the value of such organic additions in *Nowellia* and *Lophocolea*.

protonema with rather highly developed assimilating organs. After a time, largely dependant on such external conditions as the intensity of light, the formation of buds begins, from which the leafy stem develops. The protonema may then continue its existence, in which case the formation of starch is not arrested. Usually however, the moss-protonema dies after the development of the leafy stem. The protonema of the liverworts often consist only of a small cluster of cells and it never has such an independant existence as that of the mosses.

The nutrition of the thallus and the leafy stem. The regular absorption of water is one of the principal conditions for the uninterrupted growth of mosses and liverworts. As soon as evaporation exceeds absorption, the whole life-process comes nearly to a standstill, though Bryophytes easily survive such periods of dryness, if not too long. Insufficient watersupply reduces the active life to a minimum, but the plants may revive even after many years (plants of *Tortula* regenerated protonema after 14 years).

Though rhizoids are not indispensable for the adsorption of water, they absorb it readily in many cases, as may be shown by placing a moss plant (e.g. *Funaria*) with its rhizoids in a solution of some suitable dye (eosin) and various structures are supposed to facilitate this absorption (e.g. the tuberculate rhizoids of *Riccia*, Marchantiales, the flat or round clusters of rhizoids in many species etc.). Still, in general water is absorbed by the thallus or the leaves directly, this being one of the characteristics of the Bryophytes. It has been shown by MAYER and PLANTEFOL¹⁾ among others that the intensity of water absorption depends largely on the actual water-content, dry *Hypnum triquetrum* absorbing very intensely. If the plant has a medium water-content, the absorbing intensity is equal to $\frac{1}{5}$ of that of H_2SO_4 (63° B). This is far greater than the osmotic suction of salt solutions. The absorbing power is influenced by temperature like that of water-imbibing substances generally and we must admit that the cell walls co-operate very actively and that they are

¹⁾ MAYER et PLANTEFOL. Rech. sur l'hydratation des Mousses par la vapeur d'eau.
MAYER et WURMSEER. Étude calorimétr. de l'hydratation des Mousses. Both in Ann. physiol. et physicochim. biol. 1925.

certainly as valuable for the absorption of water as for the rigidity of the plant.

A definite transpiration stream from the substratum to the leaves, these being also the organs of evaporation of water, does not exist in the Bryophytes, though in many mosses structures corresponding to the water-conducting tissues of higher plants are met with. They are certainly of value in the water economy of the mosses, as they allow the transport of water from one part of the plant to another. With regard to their water economy mosses and liverworts show a great variety of structures and peculiarities, connected with the intensity of transpiration.

Thus, among the mosses and liverworts there are xerophytes, hygrophytes and mesophytes, characterised chiefly by the thickness of the cell walls, concentration of the cell sap, the development of the cuticle with more or less marked papillae, the capacity for rolling up the leaves or the younger and more flexible parts of the shoots or thalli, the structure of the midrib and lamina of the leaf, the presence or absence of glass hairs, idioblasts secreting mucilage, slimepapillae and many other peculiarities¹⁾. Here, as among the higher plants, the structure does not always correspond with the environment and many mosses and liverworts with typical xerophytic characters grow quite well, for a time, when partially or totally submerged in water, e. g. *Rhacomitrium*. As might be expected under such abnormal conditions the cultures ultimately show signs of degeneration (*Aulacomnium*, when cultivated under water, develops young shoots from the gemmae, which remain attached to the mother plant; in *Alicularia scalaris* the protoplasm of some cells contracts and develops a new cell wall; in *Conocephalum* the thallus and the number of branches are reduced).

Water may be stored in mucilage, in special parts of the leaves (*Frullania*, *Pleurozia* etc.), in the cavities between the cells of the thallus (in *Riccia*), but especially in the cell walls. Experiments with *Polytrichum* have shown that the intensity of transpiration is equal to that of the cellulose in filter-paper, which is easily explained,

¹⁾ GREBE. Studien z. Biologie u. Geogr. d. Laubmoose. (Hedwigia LII. 1917). IRMSCHER. Ü. d. Resistenz d. Laubmoose gegen Austrocknung u. Kälte. (Jahrb. f. Wiss. Bot. 1912).

Literature on liverworts etc. in Müller. Die Lebermoose. Bd. I.

as the transpiration depends in the first place on the qualities of the cellwalls^{1).} BLOMQUIST found however that the water sacs of *Frullania* evaporated water readily and therefore are unimportant for storage^{2).}

Photosynthesis in the leafy stem and the thallus. Though the structure of the moss leaf differs essentially from that of the leaves of higher green plants and on the other hand, the thallus of the Marchantiales is better adapted for photosynthesis than many leaves of higher plants, there seems to be no important difference between the assimilation of CO₂ in Bryophytes and in higher plants. In fact, several researches on photosynthesis have made use of such mosses as *Fontinalis*, *Cinclidotus* etc. (HARDER 1921, 1923) and the results correspond with those obtained with other plants. The sporogonium of mosses and *Anthocerotales*, with highly developed assimilatory tissues, is no exception! In most cases the formation of starch may be directly observed, though some species (among others in *Andreaea*, *Frullania*) appear to produce other carbohydrates. Starch and the other products of photosynthesis are partly used up in the formation of cellulose and hemicellulose, sugars, inulin (in *Scapania*) proteins etc. and all these may be found stored, especially in the form of starch, fat or thickened cell walls, in any part of the plant, though more commonly in tubers, bulbils, spores and gemmae.

Bodies like starch grains may contain a fair amount of other carbohydrates, including glycogen, and in the cell walls we find hemicelluloses, as well as pectin, and, the cell walls of the protonema excepted, sphagnol and Dicranum-tannic-acid. The accumulation of fatty matter in the oil bodies of many liverworts is not the direct result of photosynthesis in those cells, fat being stored in a newly developed oil body before the cell has enough chloroplasts to assimilate appreciably.

As in the higher plants, photosynthesis in Bryophytes has an optimum of light and temperature. Strong light, combined with rather high temperature, may be the cause of the formation of coloured substances, which especially in the liverworts is usually found in the cell walls, seldom in the vacuoles. These colours form an

¹⁾ PRAT U. MINASSIAN. Ü. d. Stoffaufnahme u. Wasserabgabe bei Moosen. (Proto-plasma 1928).

²⁾ BLOMQUIST. The relation of capillary cavities etc. (Ecology X. 1929).

effective screen against the destructive action of intense light. The colouring may however have other causes: reddish tufts of some *Brya* are to be met with amongst pure green plants on the same soil and in the same light. The blue tints, found in some dried liverworts, are due to the effect of the enzymes in the vacuoles on the cell walls after death.

Still other colours (golden green, brown, dark purple and even black) may be due to the presence of substances such as chalk, iron, organic acids (humic acids) etc. in abnormal quantities in the food. How mosses and liverworts living in weak light can benefit by the accumulation of their chloroplasts in a favourable position is discussed in the last paragraph.

Though many mosses live under conditions corresponding with those of saprophytes, they are never wholly devoid of chloroplasts¹⁾ and must therefore lead a semi-saprophytic²⁾ life. (True parasites are not known among the Bryophytes). Their rhizoids have often a branched or disc-like apex. The epiphytic forms, so common in warm and humid climates, seem to be wholly autotrophic, through the relations between such epiphytes and the leaves and stems they grow on may suggest a parasitic life.

Nutrition of the Sporophyte. The diplont of the Bryophytes lives under very special and almost unique conditions. The water supply depends on the gametophyte (though it may also absorb water from the air), but as the sporogonium of mosses and the *Anthocerotales* have highly developed assimilatory tissues, connected with the surrounding air by stomata, they are able to assimilate CO₂. The sporogonia of other liverworts contain chloroplasts only in the earlier phases of their development; they contain all the organic matter they need at the beginning of the elongation of the stalk. The calyptra, the perianth etc. protect the young sporophyte against excessive transpiration, by means of long hairs (*Polytrichum*, *Orthotrichum*), their length (*Encalypta*), by a layer of water between the calyptra and the young theca (young sporogonia of *Funaria*) etc.

The stalk is always connected with the tissues of the gametophyte by its foot, which penetrates more or less deeply between the cells

¹⁾ *Buxbaumia* has a few chloroplasts in the young leaves only.

²⁾ *Splachnum* and allied forms live on decaying excrements; many mosses and liverworts grow quite well on organic matter, such as leather, wool etc.

of the gametophyte. The whole structure corresponds with that of the haustoria of parasitic plants and transplants of complete sporogonia (e.g. those of *Catharinaea*, *Mnium*, *Dicranum*, *Polytrichum*) have demonstrated its significance as an absorbing organ¹⁾. LORCH discovered protoplasmic links between the cells of the foot and those of the stem in some 300 mosses. Similar protoplasmic connecting filaments are found in the vaginula except in the Polytrichaceae. In saprophytic species and some others the cells of the foot are elongated²⁾. It has been observed that the sporophyte of *Anthoceros fusiformis* may become independent of the gametophyte, the latter becoming quite dried up³⁾.

A s s i m i l a t i o n o f n i t r o g e n. The Bryophytes can supply their need of N-containing food by absorbing solutions containing with nitrates or ammonium salts, though a preference may exist either for NO₃ or NH₄⁴ (*Marchantia* prefers nitrate, many foliose liverworts on the other hand prefer ammonium salts) Saprophytic and semi-saprophytic forms grow better when organic nitrogen-compounds are added to the mineral food, but, though our knowledge on the point is very restricted, such organic food does not seem to be indispensable.

This leads us to a short discussion of the possible value of symbiosis, though this subject is dealt with in another chapter of this manual. Two species of liverworts, *Blasia pusilla* and *Cavicularia densa*, live in nearly constant association with *Nostoc punctiforme* and it has been repeatedly suggested, that the liverwort may benefit by the assimilation of atmospheric nitrogen by the *Nostoc*. MOLISCH⁴⁾ has obtained pure cultures of the alga and shown that it is capable of assimilating nitrogen, but GARJEANNE⁵⁾ obtained cultures of *Blasia* free from *Nostoc* and found no difference between the amount

¹⁾ ARNANDOW. Ü. Transplantation von Moosembryonen. (Flora, Festschrift. f. Goebel 1925).

²⁾ LORCH. Ü. d. Haustorialschlüche am Fusze d. Laubmoose. (Ber. d. deutschen. bot. Gesellsch. 43. 1925).

LORCH. Ü. d. Saugzellen im Fusze etc. bei den Laubmoosen. (id.)

³⁾ D. H. CAMPBELL. The relationships of the Anthocerotaceae. (Flora. Festschr. f. Goebel 1925).

⁴⁾ MOLISCH. Ü. d. Symbiose den beiden Lebermoose *Blasia* und *Cavicularia* etc. (Science Reports Tohoku Imp. Univ. 1925).

⁵⁾ GARJEANNE. Das Zusammenleben von *Blasia* mit *Nostoc*. (Ann. bryol. Vol. III. 1930).

of nitrogen in these *Blasia*-plants and those infected by *Nostoc*.

BUCH¹⁾ found little nodules on the leaves of several foliose *Jungermanniales*, resembling cuticular papillae, and showed that they were bacteria. As these may possibly assimilate nitrogen and as *Sphenolobus Michauxii* for example, does not grow well on purely inorganic food, a symbiosis may exist between the liverwort and the bacterium. This however remains to be proved.

Quite a large number of liverworts are associated with fungi, living in and between the cells of the thallus and especially in the rhizoids of the foliose *Jungermanniales*. It has never been shown that the liverwort derives any direct profit from this form of endotrophic "mycorrhiza": the fungi may ultimately destroy the tissues which have been infected.

§ 3. Transpiration. One of the problems in connection with the transpiration and the transport of water from the soil to the upper parts of the plant does not arise in the case of the Bryophytes, where absorption and transpiration of water by the cell walls are evenly balanced. Excessive evaporation causes the plants to dry out completely; this in most cases does no harm, if the dry period does not last long. When dry, the Bryophytes are rather insensitive to temperature; they can survive extreme cold and even a temperature of 100°. A single period of dryness is much less harmful than an intermittent series of several shorter dry periods.

In the moist intervening periods new shoots are formed, which are much less resistant than the older parts. Many mosses and liverworts especially live in an environment where water rarely fails and such plants wilt and may even die when they loose too much water.

Young organs such as young antheridia and archegonia and the stalk of the sporogonium of liverworts, when about to elongate, do not stand drying out, but they are effectively protected by the perichaetial leaves, perianths, paraphyses, mucilage etc.

When drying out, the protoplasm loses more water than thickened cell-walls and the cells appear to be plasmolysed, but with air bubbles between the cell-wall and the protoplasm. The osmotic pressure of the cell-sap in the vacuoles, as in the higher plants, has very different

¹⁾ BUCH. H. Kuticula-bewohnende Mikroorganismen d. Lebermoose. (Soc. Scient. Fennica 1922).

values, dependent not only on specific characters, but also on the equilibrium between starch and sugar in the cells, etc. It is higher in the older parts, also in the protonema; the environment seems to have no appreciable influence. In many cases the cell-sap is isotonic with 25 %—50 % n. KNO_3 , but, e.g. in *Andreaea*, it is as high as 90 % n. KNO_3 . The osmotic pressure in the cells of the young stalk of the sporogonium in liverworts is much higher before than after elongation, the difference amounting to \pm 30 % n. KNO_3 ¹⁾.

§ 4. Chemical properties of Bryophytes. One of the astounding properties of living matter is its capacity to build up a large variety of organic compounds, differing even in nearly related species from the same inorganic material. The Bryophytes are no exception and, in addition to various chemical bodies, which they have in common with the higher plants, they produce some substances, which are typical for the Bryophytes, e.g. sphagnol and dicranum-tannic-acid, which are to be found in the cell walls of most mosses and also in some liverworts, such as *Trichocolea* and *Marchantia*.

In most of the higher plants crystals of Ca oxalate and Ca carbonate are very common; in the Bryophytes however they are rare under normal conditions. When cultivated on solutions of salts crystals may be formed: they are always present in the sporophyte of *Polytrichum*. But Ca carbonate, in large but deformed crystals, is abundant in the older cells of the thallus in *Blasia* and *Cavicularia*, especially in the axial parts of the thallus. Other kinds of idioblasts, coloured cell-sap, oil (e.g. in the marsupium of *Calypogeia* and in the bulbous foot of *Alicularia minor*), oil bodies, tannin etc. occur in many species, but as yet we have little knowledge of their meaning or the cause of their origin. Change of external conditions often has a great influence on the formation of such cells and cell groups. Oil bodies however appear to be little effected by such changes, though species which form oil bodies as a rule, may be found occasionally free from them. Though they may be of some importance as a means of reflecting light or of preventing the plant from being eaten by small animals etc., physiologically speaking, they are the end product of some still unknown process and are merely waste material.

¹⁾ BENDER. Der osm. Druck in den Zellen d. Moose. (Inaug. Diss. Münster 1916).

Even in cases where direct observation fails to detect any difference between adjoining cells, they may contain matter reacting differently with oxidising and reducing reagents, such as AgNO_3 , formic acid etc. This is very often the case with the cells forming the border of the leaves in the *Jungermanniales*.

Many Bryophytes are very exacting as to the chemical properties of their substratum. *Sphagnum* especially has long been known as a moss which avoids calcium. But, as might be expected, it is not the Ca ion itself which damages the living cells and one of the conditions for the good development of *Sphagnum* is not the absence of calcium, but a certain degree of acidity of the surrounding water. STELMACH¹⁾ found that *Sphagnum recurvum* tolerated a pH of 5,2—6,8 (the optimum being 5,8), *Sph. medium* 4,8—6,8 (optimum 5,4). The Sphagna have the property of neutralising the alkaline reaction of the medium by the production and secretion of free acid. This may go on till the acidity is greater than 4,8 and kills the plant.

Some of the liverworts growing near Toulouse²⁾ prefer a soil with pH = 7,3 to 7,5 (*Conocephalum*, *Lunularia*, *Lophocolea cuspidata*, *Pellia Fabroniana*), *Pellia epiphylla* has been found on a soil with pH = 4,85 and *Marchantia* may be found on even more acid soils. No doubt all these species may be found on soils with quite different degrees of acidity if the other conditions of their life are changed.

The inorganic elements found in Bryophytes do not differ essentially from those of the higher plants. Liverworts always seem to contain Mn, though often in minute quantities; Si, Cl and Na are always present. The chief difficulty in analysing the ash of Bryophytes is to obtain pure material. This difficulty is greater in liverworts which often adhere tightly to their substratum. It is therefore possible to find too much Ca and Si, or even Al, which may have been derived from incrustations of Ca salts or of clay.

§ 5. Respiration. In most papers dealing with respiration Bryophytes are only occasionally mentioned. According to the results so far obtained with mosses and liverworts, there seems to be no great difference between their mode of respiration and that of the higher

¹⁾ STELMACH. Die Regulation d. Substratazidität durch zwei Torfmoose. (Bul. Acad. Pol. 1926).

²⁾ DOP et CHALAUD. Conc. en ions hydrog. de quelques sols à Hép. (C. r. Congrès Ass. Fr. etc. Lyon 1926).

plants. The factors which affect the rate and the intensity of respiration of other plants, the amount of available oxygen, the amount of oxidizable material in the cells and of CO_2 in the surrounding air (or water), temperature, light, the concentration of salts in the soil, its acidity, the influence of anaesthetics etc. affect the respiration of the Bryophytes in a similar way.

It has been shown that the degree of imbibition of the cell-walls in the mosses affects the respiratory coefficient, the ratio CO_2/O_2 becoming higher than unity when the imbibition is feeble. There is no decrease in the production of CO_2 when dry mosses are kept *in vacuo*. The CO_2 evolved under these conditions must be the result of intra-molecular respiration¹⁾.

Weak solutions of nutritive salts seem to increase the intensity of respiration. The respiration of *Sphagnum* in distilled water diminishes constantly; in solutions of salts of Ca it is at first increased, but after some time the unfavourable pH has a harmful effect. DAHM²⁾ suggests that the intolerance of *Sphagnum* for Ca salts is due to the fact that the water-storing cells become full of water with a high concentration of OH ions.

The larger mosses and liverworts live under conditions like those of the higher plants, but many species develop their thallus or leafy stem in close contact with the soil. They live in a layer of air relatively rich in CO_2 and water, but with less oxygen than the higher strata. This space they share with bacteria, fungi, algae, protozoa, certain types of acarina, vermes etc. In this environment the respiration of the Bryophytes is lowered, though carrying on in the same way as in more favourable environments. All these influences may lead to the development of forms with reduced leaves, different anatomical structure and general habit, differing enough from the normal aspect of the plant to be taken for a new and distinct form.

On the other hand, many structures promoting photosynthesis, (air-chambers with green cell-filaments and large pores, stomata on the sporogonium, thin leaves with thin walls, also strong light etc.) in general also promote to respiration.

¹⁾ MAYER et PLANTEFOL. (Ann. d. physiol. et de physicochimie biol. 1925).

²⁾ DAHM. Bezieh. d. Sphagnum etc. zum Kalkkarbonat. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1926).

§ 6. Growth. Mosses and liverworts generally grow from spores, gemmae or other organs of various morphological nature, serving for vegetative propagation. In the mosses the development of a new plant starts with the production of a protonema, which increases in length and soon gives out branches. Weak light accelerates this lengthening. The protonema of liverworts never grows to any great bulk and in many thallose forms it would be difficult to distinguish the true thallus from the protonematic cells if it did not show a distinct apical cell, formed after a few cell divisions.

The region of elongation is situated a short distance from the growing-point and though at first growth is strictly apical, intercalary lengthening may be observed in some cases.

One of the distinguishing properties of the Bryophytes is their power of regeneration. New plants may be formed directly, without the protonematic stage, from detached parts. The place of development of these new plants may show the polarity of the thallus or the leafy stem, but certainly such a polarity is not always inherent; in the foliose *Jungermanniales* new plants may start from the top, but also from the base of detached parts.

The growth of the Bryophytes is affected by the same external factors as influence that of the higher plants. In some cases the effects of these factors are reversible, but not in others (effect of light on the gemmae of *Marchantia* and *Lunularia*, etc.).

One of the first requirements for intensive growth and especially for elongation, is a sufficient water-supply. Water increases the turgor of the cells and the cells of the stem may show a considerable elongation in a very short time (stalk of the sporogonium of the *Jungermanniales*).

Decrease in the light intensity especially when combined with the effect of moist air, increases the lengthening of the gametophyte, but, especially in temperate climates, the newly formed parts are rather weak, with reduced leaves or assimilatory organs and readily form gemmae or, in the mosses, adventitious protonema from various parts.

High temperature acts differently according to whether it is combined with dryness or with humidity. In the former case, growth stops, in the second most Bryophytes grow and branch freely. Though a minimum temperature for elongation has never been determined (it is certainly rather low) and the maximum temperature may be

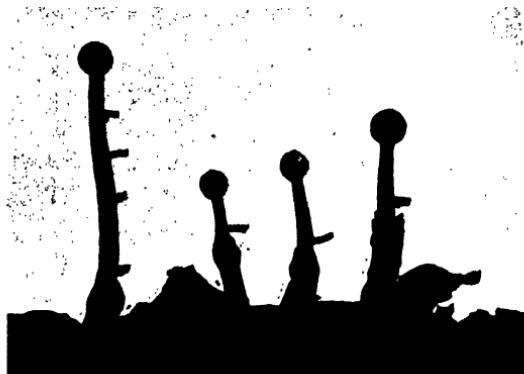


Fig. 1



Fig. 2

The fig. 1 and 2 have been taken from films which have been produced by the method of NÜRNBERGK and DU BUY (Rec. d. Trav. Bot. Néerl. 27, 1930). — Fig. 1 and 2 belong to the same film and show the growth of the sporangia of *Pellia epiphylla*; especially the division of the growth over the various zones. Photograph 2 is made 4 hours after photograph 1. The setae grow chiefly at the base since the marks change their position chiefly at this part.

Fig. 3 and 4. — The total absence of a centre producing growth-promoting substance during the growth of the setae of *Pellia* can be shown with experiments with repeated removal of top and base. The photographed setae are supplied with pieces of agar containing Avena-growth-substance: partly at the apex and the base, partly at the base only; for the rest they are supplied with agar without growth-substance. All the setae have been put in a cube of glass in order to keep them at a humidity of 100 %. The photographs are made through one of the walls of this cube every 12 min. As well the setae as the pieces of agar are fastened to this wall by the wateradhesion. This adhesion prevents the setae to grow straight, and therefore they are all bend as the film shows, but by measuring their length along the curvature it appears, that the growth is possible without the presence of a centre of growth-promoting substance. A comparison of fig. 3 with fig. 4, which has been taken 14 hours later shows the growth-rate.

From the absence of a centre, producing growth-substance can be inferred without difficulty, that the phototropic curvature of the setae of *Pellia* cannot move gradually to the base. (See fig. 5 seq.)

(H. G. du Buy)

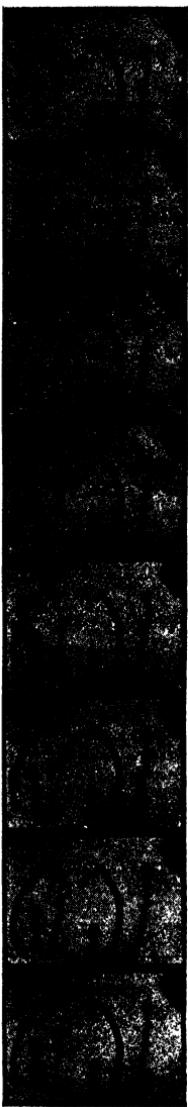


Fig. 3

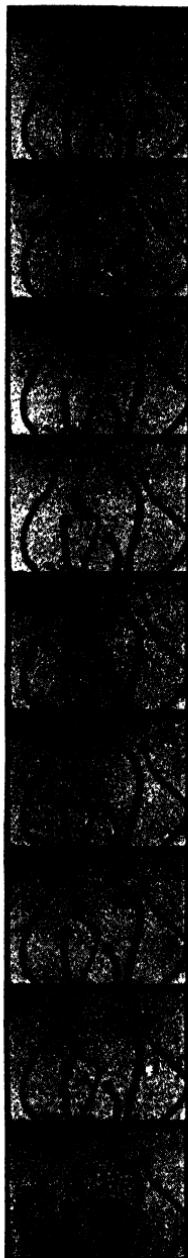


Fig. 4

Photographs by H. G. du Buy.

supposed to be as high as or higher than for other green plants (dry mosses may survive 100°) the optimum differs widely according to species, general conditions of life etc. Direct insolation arrests lengthening more or less, while in both younger and older parts pigments are often developed.

The result of the action of moist air, combined with weak light, is not only an increased lengthening, but also an increased development of rhizoids, especially in the *Jungermaniales*. Old and young shoots produce rows or tufts of hyaline rhizoids, which at first stand out at right angles from the stem. Contact with the surface of the soil or with dead or living parts of other plants, promotes the formation of new rhizoids, which often have branched or palmate apices. Mosses differ from liverworts in forming new protonema, when the latter would produce rhizoids. The newly formed protonema may then produce rhizoids. The elongating region of all these rhizoids is restricted to a narrow zone behind the apex.

Though the growth of Bryophytes of course leads to an increase in bulk, there is no process comparable with the secondary thickening of the higher plants. The necessary rigidity of the plant depends on the turgor, thickened cell walls, thickened strips in the cell-walls or on the sclerenchymatous elements in the axis or in the outer layers of cells of the plant. In this way a considerable degree of rigidity may be acquired, as in the Polytrichaceae.

Growth is an intrinsic property of the living protoplasm, and as such is influenced by stimuli. The action of hormones and of growth-substances capable of affecting the direction of growth even in nonstimulated regions must be considered. We do not know anything as yet of such hormonal action in the Bryophytes, but that they also can form hormones after stimulation is shown by the behaviour of the protoplasm and chloroplasts in *Hookeria lucens*, after a slight wound has been inflicted on a leaf.

§ 7. Reproduction. Sexual reproduction. The rarity of the sporophyte in many species is well known. It may be due to the distribution of antheridia and archegonia, though even when every condition seems to favour the possibility of fertilisation, no sporogonia may be formed: in some cases they are still unknown. Local conditions, as yet quite undefinable, have often a decisive

influence and may cause the development of numerous sporogonia in species which, as a rule, are found only as gametophytes (e.g. *Gymnocolea inflata*, which is usually very rare with sporogonia, is fertile every year in the S.E. of Holland).

The spermatozoids require water to reach the archegonium, but a minute quantity is of course sufficient. Larger quantities diminish the chances of penetration into the archegonium, as the spermatozoids are attracted by soluble products of the archegonia (cane sugar in the mosses, proteins and salts of K, Rb and Cs in the liverworts). It has been shown that the spermatozoids are readily attracted by the archegonium of another species, they may even penetrate the egg, but of course no fertilisation is possible unless the two species are closely related.

The spermatozoids may possibly be carried by animals. Among the enveloping parts of the antheridia and archegonia, between the paraphyses etc., Nematodes, Tardigrada, Rotatoria, Acarina, Collembola and other animals are often found and, though perhaps only by chance, they may carry the spermatozoids to the archegonia. The rather conspicuous „inflorescences” of some mosses, e.g. the Polytrichaceae, have never been shown to attract insects, like the flowers of the higher plants.

The production of antheridia and archegonia depends on a combination of internal and external conditions. This may be shown with species which produce gemmae as readily as sexual organs. If *Marchantia* is cultivated on weak solutions of salts, the plant develops sexual organs; on more concentrated solutions it produces gemmae (other conditions remaining unaltered). In the natural environment, the production of gemmae, especially in the leafy *Jungermanniales*, depends largely on the intensity of light. But there are other factors, in fact any factor influencing the life of the Bryophytes may also effect the production of sexual organs and gemmae. When growth is luxuriant sexual organs are often never produced.

In dioicous mosses the male plants are often dwarfs, which can easily be overlooked or mistaken for male branches (*Funaria*). Female dwarfs are rare (e.g. *Trismegistia*).

The structure of the sporophyte is in accordance with its function, the production and distribution of the spores. In the mosses the movements of the peristome, of the theca itself and even of the

columella, are important for the loosening and distribution of the spores. In the liverworts the sporogonium is, except in the *Anthocerotales*, rather ephemeral. As soon as the stalk has reached its ultimate length, the spores are dispersed by the explosive dehiscence of the theca. The movements of the elaters, the pseudo-elaters and the elaterophores help to loosen the mass of spores which are then easily transported by weak air currents. In some cases rain (*Buxbaumiaceae*) or insects may transport the spores. The latter is the case in the *Splachnaceae*, where flies are attracted by the coloured apophysis or, as in *Tetraplodon*, by the secretion of special glands.

V e g e t a t i v e (a s e x u a l) r e p r o d u c t i o n. One of the characteristic properties of the Bryophytes is their tendency towards asexual reproduction by a large variety of means, e.g., adventitious protonema, isolated leaves and shoots, parts of the thallus, bulbils, gemmae of every description, external and internal, regeneration, etc. all of which are dealt with in the chapters on morphology and ecology. Rain, water, wind, some insects, many smaller invertebrates etc. can transport all these loose, small organs, which are thus spread over relatively large areas: this may be the cause why many mosses and liverworts grow in wide tufts.

The formation of antheridia and archegonia starts only when the plant has reached a certain degree of development, but asexual reproductive organs may be found even in the youngest stages; in many foliose *Jungermaniales* the formation of gemmae may begin as soon as the first leaves are formed and under certain conditions even before the formation of an apical cell.

§ 8. Tropisms and other movements. Though the chemotactic movements of spermatozoids, the torsion of the stalk of the sporogonium, the hygroscopic movements of the peristome and the elaters, the phototactic movements of the chloroplasts etc. have often been the subject of investigation, we know much less about the responses to stimuli of the Bryophytes than about those of the higher plants. In fact, though we have as yet no reason for supposing that the Bryophytes react to stimuli differently from higher plants. The experimental data are rather scarce and it is impossible to give a concise review of this part of the physiology of mosses and liverworts comparable to the corresponding chapter in a text-book of general botany.

The following paragraphs contain merely a short enumeration of some of such phenomena, which may be called, generally speaking, the movements of the Bryophytes.¹⁾

H y g r o s c o p i c m o v e n t s. The leaves and hyaline hair-points of many mosses show characteristic torsions during drying out. As these are mainly due to the evaporation of water imbibed in the cell walls, the same twisting is shown by dead plants. Cell walls which are impenetrable to air are bent when the cell loses water. Such deformations of the cell walls are due to the cohesion of the water: they may cause the twisting of the whole organ. Thus the torsion of the stalk of the sporogonium when loosing water, both in mosses and liverworts, the dehiscence of the valves of the sporogonium in the liverworts and the movements of the peristome and elaters are partly or wholly caused by the loss of water from airtight cells (STEINBRINCK²⁾.

G e o t r o p i s m a n d P h o t o t r o p i s m. Generally speaking most stems of mosses are strongly positively phototropic and more or

¹⁾ DU BUY und NÜRNBERGK, Ergebnisse der Biologie 1932.

²⁾ STEINBRINCK was the first to understand the importance of the cohesion of the water molecules for hygroscopic movements. (Biol. Centralbl. 1906, Ber. d. deutschen bot. Ges. 1909, Naturwiss. Rundschau 1911 etc.).



Fig. 5

Fig. 5 shows 4 setae of *Pellia*, which have been continually illuminated from the right side (the illuminated part is indicated by the bracket at the left of the photograph) with light of the wave-length 4360 Å.U. The plants were illuminated at different distances from the base. Fig. 5 shows also, that the smallest seta is still growing too slowly to show any appreciable change, the second one has already reached the final curvature, because it has been illuminated in its most rapidly growing zone. The third one is still reacting, while the fourth one remains straight. The film shows, that this particular seta makes a curvature some time afterwards. It proves that the plants react on the light only in the place of illumination and proportional to their growth-rate. The reason is the total absence of a centre, producing growth-substance, as it is found in the coleoptiles of *Avena sativa*. The same thing can be shown with experiments with repeated removal of top and base: the growth-rate remains nearly normal. It is therefore evident that also the place of the curvature does not change. The same thing is shown by the film, reproduced in fig. 6—8 (p. 229). The film of fig. 6—8 shows a seta which has been continually illuminated from one side in his basal part with $\lambda = 4360 \text{ \AA. U.}$ Intensity = 120 Erg/cm² sec. The photographs are taken every 12 min.

The film itself shows the moment at which the illumination begins.

The reactiontime can be seen directly from the film. Among other things the film shows that the part which has not been illuminated does not bend. (The explanation the same as above).

(H. G. nu Buy)

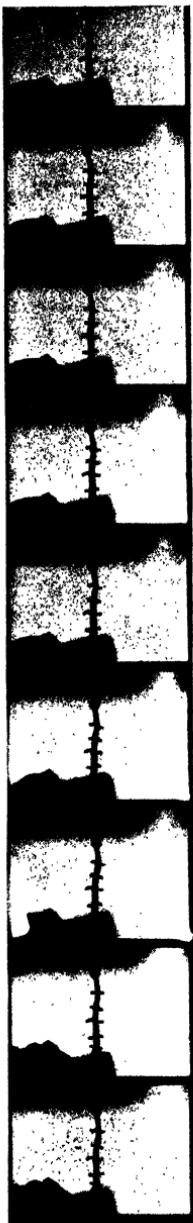


Fig. 6

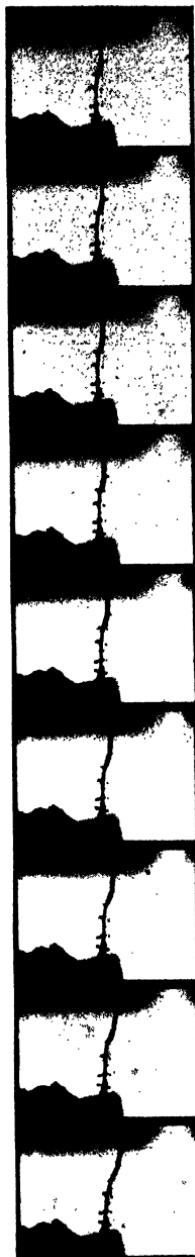


Fig. 7



Fig. 8.
Photographs by H. G. du Buy.

less negatively geotropic. Young shoots of mosses, cultivated in the laboratory, especially in moist air, grow exactly in the direction of the incident light. Many of the dorsiventral shoots of the foliose Jungermanniales show the same response in a smaller degree; the thalli of the Marchantiales also are strongly phototropic.

Many organs of the Bryophytes are „plagiotropic”. As the leaves of mosses and liverworts have no real joints (though, e.g. at the base of the leaves in *Polytrichum* and many pleurocarpic mosses the structure allows torsion) they have a fixed position in relation to light and gravitation or are, at any rate, much less sensitive to changes in these two factors than the stem or the thallus.

Rhizoids are more sensitive to light than to gravitation¹⁾.

Experiments with the stalk of the sporogonium of *Pellia* have shown results in accordance with BLAAUW's law. At first the phototropic curvature increases with the M.C.S. up to 40,000, then it falls to zero at \pm 2 millions M.C.S. to reach a new positive value at 15—63 million M.C.S. (WEEVERS).

C h e m o t r o p i s m e t c . The newly formed rhizoids of mosses and liverworts, especially those of the latter, are in some cases influenced by the chemical properties of their environment. Thus, in *Cephalozia connivens*, the rhizoids are attracted by solutions of cane sugar ($\pm 5\%$), also by salts of K, Rb etc. Young rhizoids of *Metzgeria furcata* show a certain attraction towards solutions of asparagine etc. The rhizoids of *Alicularia scalaris*, when cultivated under water, remain very short and grow in every direction, but when growing in air, they show a slight curvature towards drops of water within their reach.

After a time most of the rhizoids lose their protoplasm, which is replaced by air or water. Such rhizoids have lost their sensibility, though they may still serve as a water-absorbing mantle in many mosses and some liverworts.

That moisture may determine, at any rate partly, the direction of newly developed parts, is shown in many dorsiventral plagiotropic mosses, e.g. *Hookeria lucens*, whose new shoots, if developed in absolutely moist air, are invariably orthotropic, independently of the direction and intensity of the light.

¹⁾ WEINERT. Unt. ü. Wachstum u. tropische Bewegungsersch. der Rhiz. etc. (Bot. Zeitung 1909).

The very various movements of the leaves of higher plants, brought about by changes in light-intensity or temperature, are unknown so far among Bryophytes. The same is true of seismonastic movements.

Locomotion is a general property of spermatozoids. Though their form and structure show some striking variations among the Bryophytes, after the casting-off of the mucilaginous envelope, (which occurs in some species) their movements are similar.

As they are attracted by such substances as cane-sugar etc. they are well-known exemplars of chemotaxis, which lasts, if the temperature is not too low, some 4–7 hours.

The chloroplasts of the Bryophytes in most species are more or less motile under the influence of light. They move in such a direction as to place themselves in as far as possible optimal illumination. Differences in the intensity of light, the number and volume of the chloroplasts, and specific peculiarities cause differences in the method of clustering, as has been shown by the researches of SENN. Similar movements are known in many higher plants.

The shape of the chloroplasts varies with the intensity of light and from internal causes. They are generally rounded in strong light, but become flattened out when the light is weak. Whether these changes in shape and position are caused by the protoplasm only by the action of a motile peristroma or by a combined action of both, is still uncertain, though the first of these possibilities seems most probable.

Sometimes all, or nearly all, the chloroplasts move towards of the nucleus; this karyostrophe is usually caused by the intensity of the light, but in *Hookeria lucens* it is traumatropic. In wounded cells a hormone soluble in water is formed, which penetrates easily into the neighbouring cells and causes there the same phenomenon.¹⁾

The aggregation of the chloroplasts in the hyperboloid base of the cells in the aerial protonema of *Schistostega* is well known as the cause of the remarkable reflection of light. A similar reflection though less conspicuous, may be seen in many mosses after the deposition of a water-drop on the underside of the leaves.

¹⁾ GARJEANNE. Karyostrophe bei *Hookeria* (Ann. Bryol. III, 1931).

Protoplasmic streaming in the cells of the Bryophytes is never of great intensity, though in most parenchymatous cells in the leaves of mosses a number of fine filaments may be observed in constant trembling motion.

These filaments have been investigated by BORESCH¹⁾ who found that they changed their shape and movement under the influence of a large number of substances and that when they were broken up to minute drops, they regenerated after the reagents were washed out. These moving filaments are certainly not the cause of the movements of the chloroplasts.

¹⁾ BORESCH. Ü. fadenf. Gebilde i. d. Zellen d. Moose etc. (*Zeitschr. f. Bot.* 1914).

CHAPTER IX

GENETIK

von

FRITZ VON WETTSTEIN (München-Nymphenburg)

§ 1. Historischer Überblick und wichtigste Literatur. Schon lange wurden Vermutungen geäussert, dass auch bei Moosen am natürlichen Standorte Bastardierungen eintreten können. So hat BAYRHOFER 1849 ein *Physcomitrium piriforme* × *Funaria hygrometrica* beschrieben. Gerade in sehr formenreichen, systematisch kritischen Gattungen wurden von einzelnen Bryologen bald mehr, bald weniger Formen als Hybriden bezeichnet. In der Gattung *Drepanocladus* wurde so von SANIO eine grössere Anzahl von Hybriden beschrieben, die von anderen, z. B. MÖNKEMEIER aber nicht für wahrscheinlich gehalten werden. Eine Entscheidung dieser Auffassung liesse sich im Einzelnen nur experimentell gewinnen, was freilich meist an den technischen Schwierigkeiten scheitert. So war die Frage nach der Existenz von Moosbastarden überhaupt lange umstritten, bis es in neuerer Zeit F. v. WETTSTEIN bei *Funariaceen* gelungen ist, experimentell Bastarde herzustellen und so die Frage positiv zu beantworten. Trotz dieser experimentellen Ergebnisse wird man aber mit der Deutung von Moosen als Hybriden sehr vorsichtig sein müssen, da wir keine Anhaltspunkte dafür besitzen, dass Bastardierungen hier häufig sind. Im Nachstehenden (Tabelle 1) mag eine kurze Übersicht, die MÖNKEMEIER entnommen ist, über die bei Laumboosen bisher beschriebenen Hybriden unterrichten. Bei Lebermoosen sind diese Fragen noch weniger geklärt. Es wurde bisher nur ein Bastard zwischen *Sphaerocarpus Donnellii* und *texanus* von ALLEN hergestellt. Wie weit auch hier im Freien überhaupt Bastarde auftreten können, bleibt ungewiss.

Tabelle 1.

<i>Weisia crispa</i>	× <i>crispata</i> , England.
<i>Weisia crispa</i>	× <i>microstoma</i> , England.
? <i>Trichostomum flavovirens</i>	× <i>Weisia crispa</i> , England.
<i>Dicranella heteromalla</i>	× <i>cerviculata</i> , Deutschland.
<i>Ditrichum pallidum</i>	× <i>Pleuridium subulatum</i> , Steiermark.
<i>Ditrichum subulatum</i>	× <i>Pleuridium subulatum</i> , Portugal.
<i>Sporledera palustris</i>	× <i>Ditrichum pallidum</i> , Steiermark.
<i>Grimmia tergestina</i>	× <i>orbicularis</i> , Südfrankreich.
<i>Grimmia orbicularis</i>	× <i>pulvinata</i> , Böhmen.
<i>Rhacomitrium microcarpum</i>	× <i>heterostichum</i> , Tatra.
<i>Orthotrichum anomalum</i>	× <i>stramineum</i> , Mark Brandenburg.
<i>Orthotrichum Sprucei</i>	× <i>diaphanum</i> , Frankreich.
<i>Physcomitrella patens</i>	× <i>Physcomitrium eurystomum</i> , Schweiz.
<i>Physcomitrella patens</i>	× <i>Physcomitrium turbinatum</i> , Nordamerika.
<i>Physcomitrella patens</i>	× <i>Physcomitrium sphaericum</i> , Deutschland.
<i>Physcomitrella patens</i>	× <i>Funaria hygrometrica</i> , Ural.
<i>Physcomitrium piriforme</i>	× <i>Funaria hygrometrica</i> , Deutschland.
<i>Funaria fascicularis</i>	× <i>hygrometrica</i> , Deutschland.
<i>Tetraplodon bryoides</i>	× <i>Voigtia hyperborea</i> , Arktis.
<i>Bryum inclinatum</i>	× <i>caespiticium</i> , Ostpreussen.
<i>Bryum carneum</i>	× <i>atropurpureum</i> , Norwegen.
<i>Bryum lacustre</i>	× <i>Arnelli</i> , Norwegen.
<i>Meesia longisetata</i>	× <i>triquetra</i> , Nordsibirien.
<i>Pogonatum nanum</i>	× <i>aloides</i> , Niederösterreich.

Hierzu die experimentell hergestellten:

<i>Physcomitrella patens</i>	× <i>Funaria hygrometrica</i> .
<i>Physcomitrella patens</i>	× <i>Physcomitrium eurystomum</i> und reziprok.
<i>Physcomitrella patens</i>	× <i>Physcomitrium piriforme</i> .
<i>Physcomitrium piriforme</i>	× <i>Funaria hygrometrica</i> und reziprok.
<i>Physcomitrium piriforme</i>	× <i>eurystomum</i> und reziprok.
<i>Physcomitrium eurystomum</i>	× <i>Funaria hygrometrica</i> .
<i>Funaria hygrometrica</i>	× <i>mediterranea</i> und reziprok.
<i>Funaria ericetorum</i>	× <i>hygrometrica</i> .

ALLEN, C. E. Gametophytic inheritance in *Sphaerocarpus* I — IV, Genetics, 9, 10, 11, 15, 1924-1930; —, Inheritance in a hepatic, Science, 71, 1930; BECKER, G., Exper. Analyse d. Genom- u. Plasmonwirkung b. Moosen III, Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbl. 60, 1931; BORNHAGEN, H. Geschlechterverteilung und Geschlechtsdimorphismus usw., Beih. z. bot. Zentralblatt, 1930; —, Die Regeneration des Sporophyten von *Anthoceros laevis*, Biologisches Zentralblatt 46, 1926; CORRENS, C. Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtlicher Pflanzen, Zeitschr. f. Bot., 12, 1920; DÖRRIES-RÜGER, K., Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen I, Zeitschr. f. indukt.

Abstammungs- u. Vererbl., 52, 1929; HEITZ, E., Das Heterochromatin der Moose I, Jahrb. f. wiss. Bot., 69, 1928; —, Der bilaterale Bau der Geschlechtschromosomen usw., Planta, 5, 1928; LORBEER, G., Unters. über Reduktionsteilung und Geschlechtsbest. bei Lebermoosen, Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb., 44, 1927; —, Geschlechtsunterschiede im Chromosomensatz usw., Zeitschr. f. Bot. 23, 1930; LOTSY, J. P. On hybrid gones and on homozygous hybrids, Annales bryologici I, 1928; MARCHAL, É. u. EM., Recherches expérimentales sur la sex. des spores chez les mousses dioïques, Mem. Ac. sc. Nat. Brüssel, 1906; —, Aposporie et sexualité chez les mousses I — III, Bull. de l'Acad. Roy. de Belg., 1907—1911; MÖNKEMEYER, W. S. Die Laubmose Europas, Leipzig 1927; SCHMIDT, M., Experimentelle Analyse der Genom und Plasmonwirkung bei Moosen II, Zeitschr. f. indukt. Abst. und Vererbl. 57, 1931; SCHRATZ, E., Über Korrelationen zwischen Zellgrösse und Chloroplastengrösse bei Moosen, Jahrb. f. wiss. Bot., 66, 1927; SCHWARZENBACH, M., Regeneration u. Aposporie bei *Anthoceros*, Arb. aus d. Inst. f. allg. Bot., Zürich 1926; SCHWEIZER, J., Polyploidie und Geschlechterverteilung bei *Splachnum sphaericum* (L. fil.) Swartz., Arb. aus dem Inst. f. allg. Bot., Zürich, 1922; TISCHLER, G., Pflanzliche Chromosomenzahlen, Tabulae biologicae, IV, Berlin 1927; TOBLER, M., Experimentelle Analyse d. Genom- u. Plasmonwirkung b. Moosen IV., Zeitschrift f. ind. Abst. u. Vererb., 60, 1931; WETTSTEIN, Fr. v., Morph. u. Physiologie des Formwechsels d. Moose. I. u. II., Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb., 33, 1924 u. Bibliotheca genetica, X, 1928; —, Genetische Untersuchungen an Moosen, Bibliographia genetica I, 1925; —, Über plasmat. Vererb. u. das Zusammenwirken von Genen und Plasma, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 46, 1928; —, Über plasmatische Vererb., sowie Plasma- u. Genwirkung I u. II., Nachr. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, 1926 u. 1930.

§ 2. Experimentelle Kreuzungsanalysen.

a. Laubmose: Kreuzen wir zwei Sippen einer Blütenpflanze, so tritt die bekannte Erscheinung der Mendel-Spaltung auf, das heisst, es bildet sich eine \pm intermediäre F_1 -Bastardpflanze, deren Nachkommenschaft als F_2 -Pflanzen spalten. Es entstehen in der F_2 -Generation im einfachsten Falle, wenn die Eltern nur in einem Merkmal unterschieden sind, auf je 4 Pflanzen, je 1 elterngleiche

und wieder $2 \pm$ intermediäre Pflanzen, also das bekannte Verhältnis $1 : 2 : 1$. Die Elterngleichen züchten rein, die Bastarde spalten wieder auf. Sind mehrere unterscheidende Merkmale vorhanden, dann treten in der F_2 -Generation alle zufallsmöglichen Kombinationen auf. Handelt es sich um dominante Vererbung, dann sind die Bastardindividuen dem einen Elter gleich oder sehr ähnlich, also die F_1 -

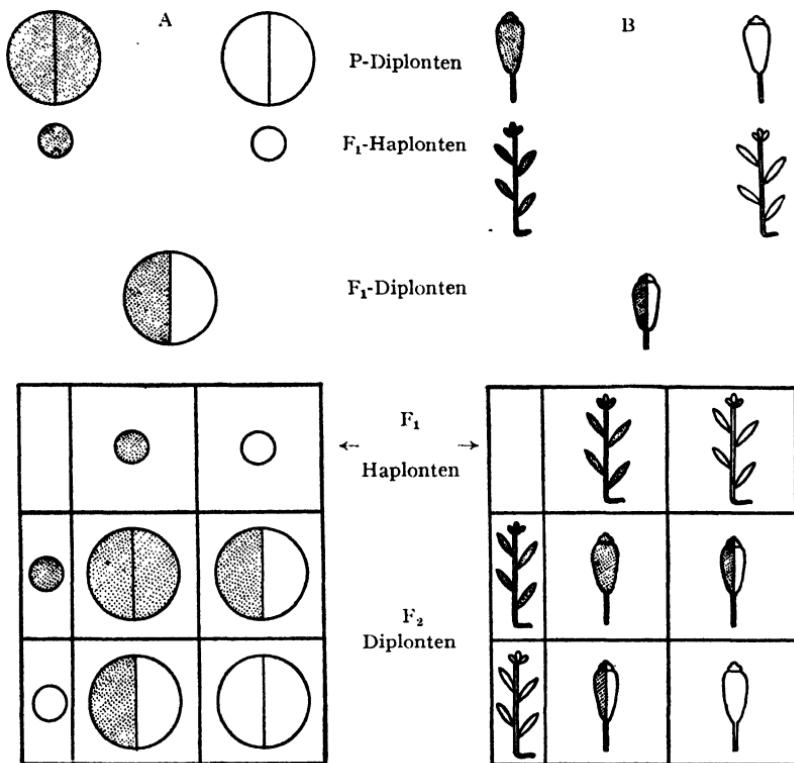


Abb. 1. Schema eines monohybriden Kreuzungsverlaufes bei Diplonten, (A) (Blütenpflanze) und einem Diplohaplonten (B) (Moos).

Pflanzen und die Bastarde der F_2 -Generation, sodass in letzterer das äussere Erscheinungsverhältnis $3 : 1$ entsteht. Die schematische Darstellung in Abb. 1 soll diese Verhältnisse erläutern.

Die Grundlage dieser Erscheinung ist darin zu suchen, dass die Anlagen (Gene) für die einzelnen Merkmale in den Chromosomen gelagert sind. Die diploide Blütenpflanze mit je 2 homologen Chromosomen enthält daher jedes Gen doppelt. Durch die Reduktions-

teilung wird diese Zahl zugleich mit den Chromosomen auf je eines reduziert und damit erhalten wir die haploiden Fortpflanzungszellen mit der einfachen Chromosomen- und Gen-Ausstattung. Treten bei einer Bastard-Befruchtung zwei verschiedene haploide Zellen zu einer diploiden zusammen, so enthält jetzt diese diploide Zelle zwei verschiedene, aber homologe Anlagen, die zusammen ein Anlagenpaar bilden. Eine solche Bastardpflanze lässt auch wieder durch Reduktionsteilung haploide Fortpflanzungszellen entstehen. Während aber bei einer reinen Elternpflanze lauter gleiche auftreten müssen, da ja nur einerlei Anlagen vorhanden sind, werden aus einer Bastardpflanze zweierlei mit dem einen und dem anderen Gen entstehen. Die freie Kombination dieser zweierlei Fortpflanzungszellen muss dann in der F_2 -Generation die dreierlei Individuen nach dem Verhältnis 1 : 2 : 1 auftreten lassen.

Diese Grundlagen der Mendelspaltung sind durch die Analyse der verschiedensten Kreuzungen an diploiden Pflanzen und Tieren aufgeklärt. Die Moose sind Organismen mit antithetischem Generationswechsel. Sie werden natürlich prinzipiell dieselben Bastardierungserscheinungen zeigen müssen, doch wird gerade der Generationswechsel einige Besonderheiten im Verhalten bedingen, die wir aus der Entwicklungsgeschichte voraussagen können und die uns dann wichtige Bestätigungen für die allgemeinen Vorstellungen der Vererbung liefern.

Das wesentlichste Charakteristikum der Generationswechselorganismen ist, dass sie an Stelle der gering oder einzellig ausgebildeten haploiden Entwicklungsstadien der diploiden Organismen mehr oder weniger mächtig ausgebildete haploide Zell-Generationen besitzen. Wir werden also an einer Kreuzung zweier Moosrassen nicht nur die Diplonten studieren können, sondern vor allem auch diejenigen Stadien, welche den haploiden Fortpflanzungszellen der höheren Pflanzen entsprechen, die Gametophyten. Diese müssen (vergl. Abb. 1) gerade die zu erwartende Verteilung der Anlagen in der haploiden F_1 -Generation zeigen.

Die Analyse an Sippenbastarden von *Funaria hygrometrica* ergab auch das erwartete Verhalten. Nach einer Kreuzbefruchtung bildet sich ein \pm intermediäres F_1 -Sporogon. Nach der Reduktionsteilung und Sporenbildung entstehen haploide F_1 -Gametophyten, welche die erwartete Verteilung der Merkmale (Spaltung) zeigen. Aus ihnen

entstehen wieder je nach Kombination die entsprechenden F_2 -Sporophyten. So wurde einerseits eine wesentliche Bestätigung der Vererbungs-Theorien durch Kreuzungsversuche an Moosen erbracht. Ausserdem aber konnten für diese Sippen selbst eine Anzahl Gene analysiert werden. Die genau festgestellten sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

Tabelle 2.

- G—g bedingt Sporengrösse, (Durchmesser 16,1 — 12,8 μ).
- V—v bedingt Teilungsgeschwindigkeit der ersten Protonemazellen.
(täglich eine Teilung — in 1,56 Tagen eine)
- B—b bedingt Blattgestalt (breit-schmal).
- P—p bedingt Paraphysenzellengestalt (perlschnurartig-zylindrisch).
- S—s bedingt Sporogongestalt (grosskapselig mit langer Seta und flachem Deckel — kleinkapselig mit kurzer Seta und spitzem Deckel).
- C—c bedingt Sporogonfärbung (orangerot—ockerfarbig).

Diese Anlagen werden wie bei Blütenpflanzen unabhängig von einander vererbt, einzelne darunter sind gekoppelt, so G und V, g und v, B und S, b und s.

Die Analyse ejner Mooskreuzung gestattet also auch die spaltenen F_1 -Haplonten zu studieren, die bei Blütenpflanzen als wenig ausgebildete Organe fast nie in ihrer Merkmalsbildung untersucht werden können. Es ist aber nicht allein nur die Tatsache des Spaltens von Interesse sondern wie wir aus Abb. 1 ableiten können, müssen diese F_1 -Haplonten auch in bestimmten Zahlenverhältnissen auftreten. Ist ein unterschiedendes Merkmalspaar vorhanden, müssen aus einer Sporentetraden einer Reduktionsteilung vier Pflanzen hervorgehen von denen 2 das eine, 2 das andere Gen besitzen. Die tragenden homologen Chromosomen werden ja durch die Reduktionsteilung gleichmässig verteilt. Es war also wichtig durch eine Analyse der 4 Pflanzen einer Tetraden diese Voraussetzung zu prüfen. Auch dies gelang bei *Funaria*-Kreuzungen gut. Durch einen technischen Kunstgriff konnten die vier zu einer Tetraden gehörenden Sporen und Pflanzen isoliert werden und zeigten das geforderte Aufspaltungsverhältnis 1 : 1. In Abb. 2 ist eine solche Tetraden dargestellt. Die Eltern unterschieden sich in einem Merkmal „schnell-fruchtend“ und „langsam-fruchtend“. Von den abgebildeten vier Pflanzen einer Aufspaltungstetraden zeigen zwei bereits reife Sporogone, zwei beginnen eben erst die Sporogenentwicklung.

Der grundlegende Vorgang für die Mendelspaltung ist also die Verteilung der Gene in der Reduktionsteilung. Nun verläuft aber diese in 2 Teilungsschritten und es ist daher eine weitere Fragestellung, welcher der beiden Teilungsschritte der verteilende Vorgang ist. Die Frage wurde für die untersuchten *Funaria*-Sippen dahin gelöst, dass der erste Teilungsschritt hier der aufteilende ist. Es gelang nämlich durch chemische Einwirkung (*Narcoticis* und



Abb. 2. Vier F₁-Pflanzen einer Tetraden der Kreuzung „schnell-fruchtend“ × „langsam-fruchtend“.

hypertonische Lösungen) während der Reduktionsteilung die einzelnen Teilungsschritte verschiedenartig zu stören und so auch den zweiten Teilungsschritt rückgängig zu machen. Statt 4 haploider Sporen entstehen so zwei diploide (Abb. 3). Ist nun die erste Teilung die aufteilende gewesen, dann wird aus einer nach Störung entstandenen diploiden Spore ein diploider *homozygoter* Organismus hervorgehen, vermittelt dagegen erst die 2. Teilung die Aufteilung der Anlagen, dann sind in diesen diploiden Sporen noch beiderlei Anlagen vorhanden und aus ihnen werden diploide Bastardpflanzen entstehen. Das Experiment hat bei *Funaria hygrometrica* die erstere Möglichkeit erwiesen.

Die nächste Untersuchung galt dann einigen Artbastarden innerhalb der Funariaceen. Von dem im Experiment erhaltenen Bastard-

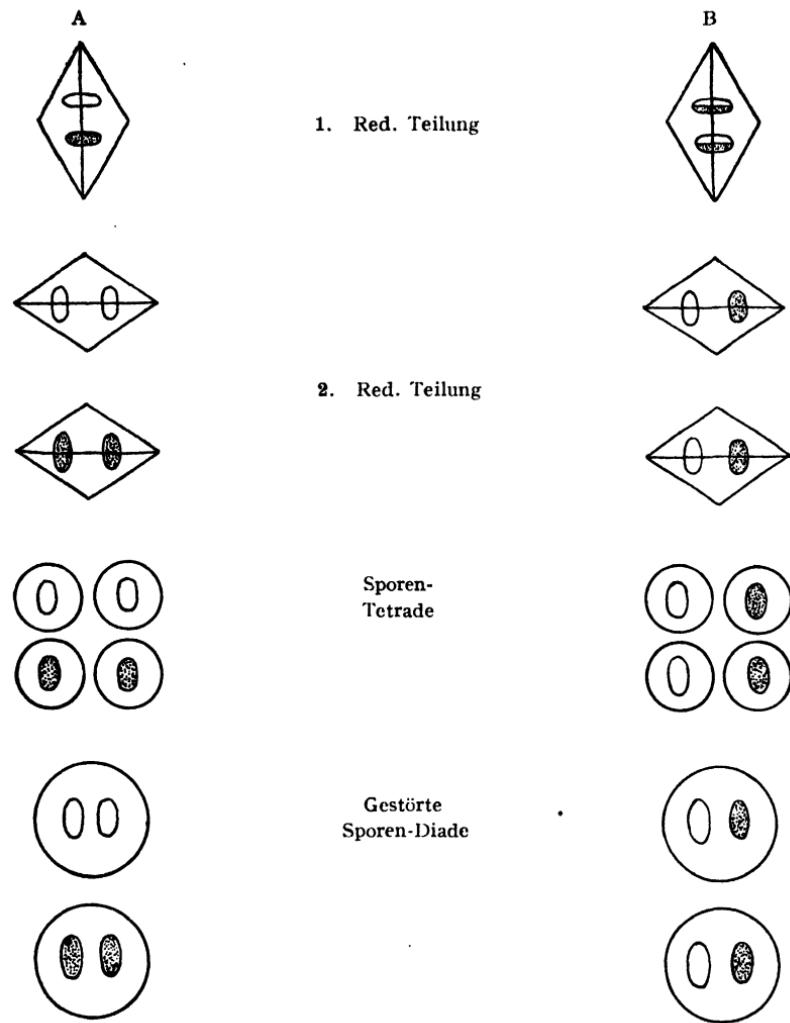


Abb. 3. Schema der Chromosomenverteilung bei der Sporenbildung im Normalfall und bei gestörter „Diadenbildung“. A, erste Teilung ist die aufteilende, B, zweite Teilung ist die Aufteilende.

sporophyten *Funaria hygrometrica* × *mediterranea*, *Funaria ericerorum* × *hygrometrica*, *Physcomitrium eurystomum* × *piriforme* hat sich zur weiteren Analyse nur die erstere Verbindung als brauchbar

erwiesen, die auch reziprok erhalten wurde. Dabei zeigte es sich, dass die reziproken Bastarde sehr deutlich verschieden sind (Abb. 4). Dies konnte zweierlei Ursachen haben. Entweder die Sporophyten-gestalt wird noch stark vom Gametophyten beeinflusst, auf dem

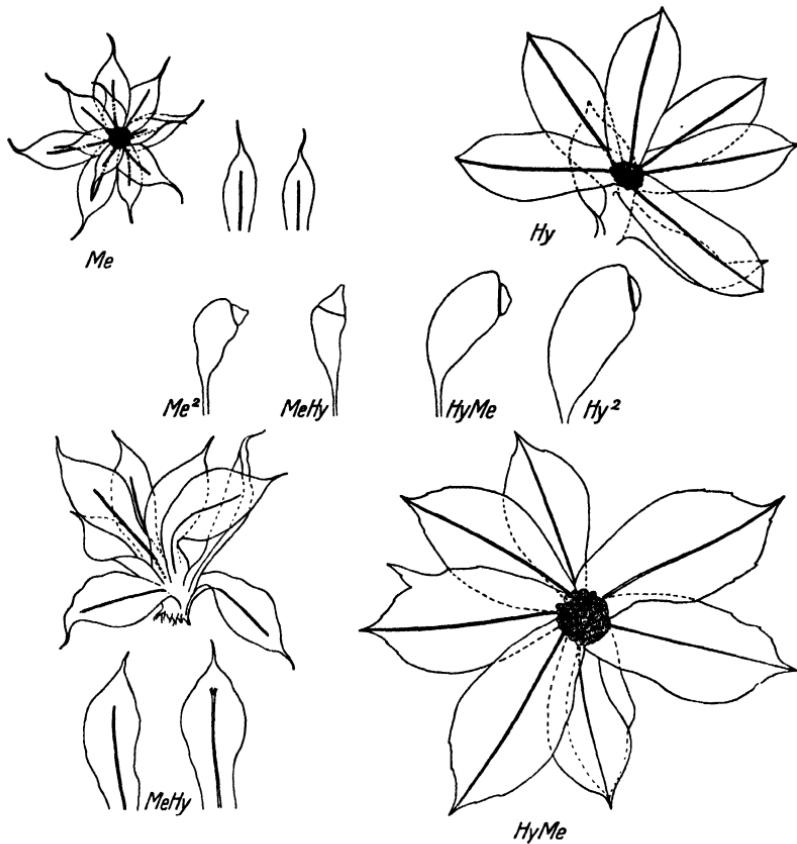


Abb. 4. Gametophyten und Sporogone von *Funaria mediterranea* (*Me*), *F. hygrometrica* (*Hy*), reciproke Bastardsporogone und diploide Bastardgametophyten. — Vergr. 10 x, Sporogone 4 x.

die Sporogone sich entwickeln. Da beide verschieden sind, würde sich ein Unterschied der Sporogone erklären. Oder die reziproke Verschiedenheit beruht auf einer plasmatischen Vererbung. Durch weitere Experimente wurde das letztere erwiesen. Nach der Regenerations-Methode MARCHAL's (vergl. S. 249) kann man aus den Bastardsporogonen diploide Bastardgametophyten erhalten, die dauernd durch

viele Jahre reziprok verschieden bleiben. Schon dies spricht durchaus gegen eine Nachwirkung des Muttergametophyten und für eine plasmatische Vererbung. Den eindeutigen Beweis für letzteres bringt aber die Analyse der Nachkommenschaft. Zunächst ist zu erwarten, dass die haploiden F₁-Pflanzen wie bei den oben besprochenen Sippenbastarden ein Spalten zeigen werden. Haben sich schon die Sippenbastarde durch eine grössere Zahl von Genen unterschieden, so ist

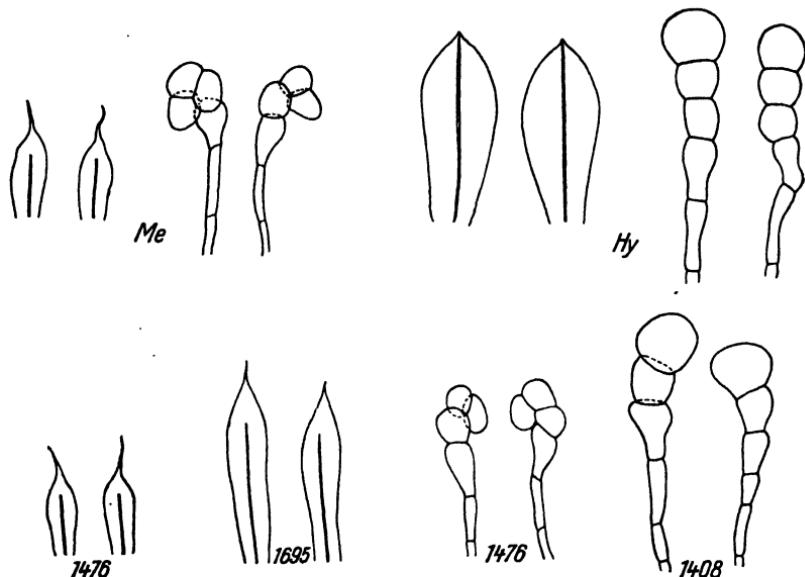


Abb. 5. Blätter und Paraphysen von *Funaria mediterranea* (*Me*), *Funaria hygrometrica* (*Hy*) und je zwei haploiden F₁ — Pflanzen der Kreuzung. Nr. 1695 enthält für das Blattmerkmal einen Genbestand von *F. hygrometrica* und Plasma von *F. mediterranea*. — Vergr. 10 ×, 120 ×.

bei den Artbastarden eine sehr grosse Zahl unterscheidender Gene festzustellen. Die Spaltung ist also recht kompliziert. Ausserdem konnte aber experimentell beobachtet werden, dass auch die reziproken Aufspaltungen verschieden sind. So wurde das Merkmal der Blattspitze genauer untersucht. Das Blatt von *F. hygrometrica* endet mit einer plötzlich zusammengezogenen kurzen Spitze, während das von *F. mediterranea* in eine lange Haarspitze ausgezogen ist (Abb. 5). In der Kreuzung spalten diese Merkmale, doch treten bei *F. mediterranea* als Mutter × *F. hygrometrica* als Vater in der Nachkommenschaft zwar reine Mutter-Individuen auf, dagegen keine Vater-

gleichen. Die Vater-ähnlichsten wurden ausgewählt (Nr 1695, Abb. 5) und durch Rückkreuzungen nach dem Schema (Abb. 6) geprüft. Es zeigte sich, dass in diesen Vater-ähnlichsten Individuen ein normaler *hygrometrica*-Genbestand für dieses Merkmal enthalten war, und dass der Unterschied gegen die reine Vaterpflanze durch das Plasma verursacht wird, das von der Mutterpflanze *F. mediterranea* übertragen wird. Werden in dieser Weise die einzelnen Merkmale

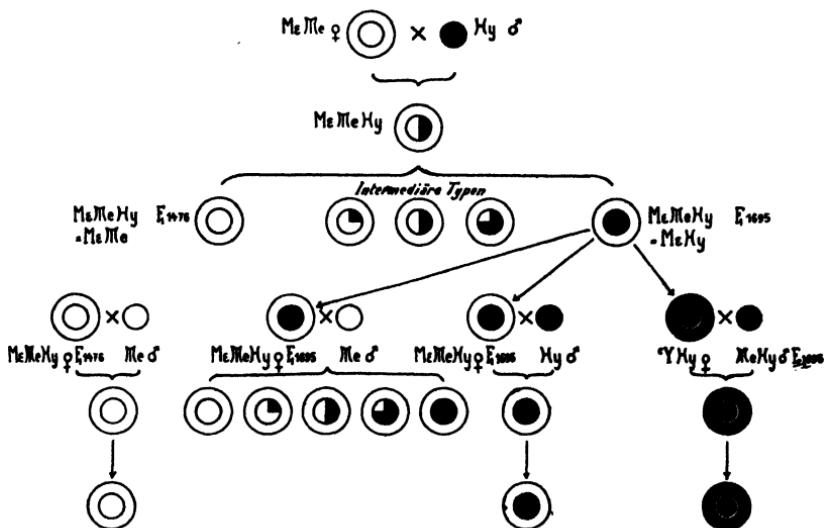


Abb. 6. Kreuzungsschema für die Kreuzung und Rückkreuzung des Artbastardes *Funaria mediterranea* (*Me*) \times *F. hygrometrica* (*Hy*). Genbestand mit lateinischen, Plasma mit griechischen Buchstaben bezeichnet.

untersucht, so zeigt sich, dass bald stärker, bald schwächer die Plasmawirkung hervortritt, manchmal so stark, dass die Genwirkung kaum zum Vorschein kommt (Rippenlänge, Abb. 5) und scheinbar eine rein mütterliche Vererbung auftritt, manchmal sehr schwach, dass das Spalten nach der Genwirkung fast rein erscheint (Paraphysen, Abb. 5, No. 1408).

Innerhalb der Funariaceen gelangen dann auch noch weitere Bastardierungen entfernterer Typen, die Gattungsbastarde *Physcomitrium piriforme* mit *F. hygrometrica* und *Physcomitrella patens* mit *F. hygrometrica* (Abb. 7). Bei ersteren sind ebenfalls die reziproken Kreuzungen stark verschieden. Die Nachkommenschaftsanalyse zeigt hier geringe Fertilität. Viele Kombinationen gehen als nicht keim-



Abb. 7. Gattungshybriden bei Funariaceen. a. Kapsel von *Physcomitrium piriforme* \times *Funaria hygrometrica*. b. Sporogone von *Physcomitrella* (Ph) \times *Funaria* (Hy). c. Tetraploides Sporogon derselben Kreuzung. d. Triploides Sporogon Ph Hy Hy. e. Triploides Sporogon Ph Ph Hy. — Vergr. 8 \times .

fähige Sporen zu Grunde. Die erhaltenen Pflanzen lassen sich nach ihrer Eltern-Ähnlichkeit in verschiedene Klassen teilen, wie es die Kurve Abb. 8 wiedergibt. Darunter sind zahlreiche der Mutter gleiche Pflanzen, andere zeigen einzelne Vater-Merkmale, doch Vater-ähnliche oder Vater-Individuen fehlen. Innerhalb der vorhandenen Pflanzen ist aber eine sehr reichhaltige Spaltung für jedes einzelne

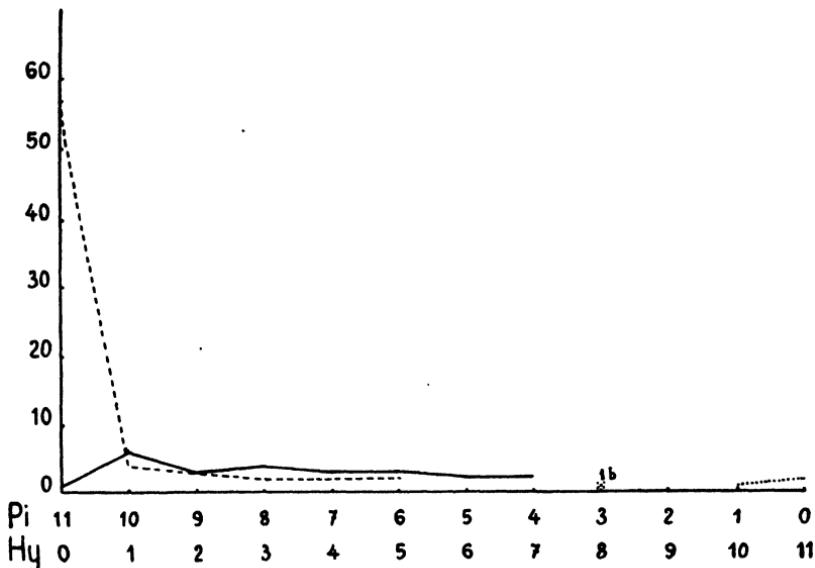
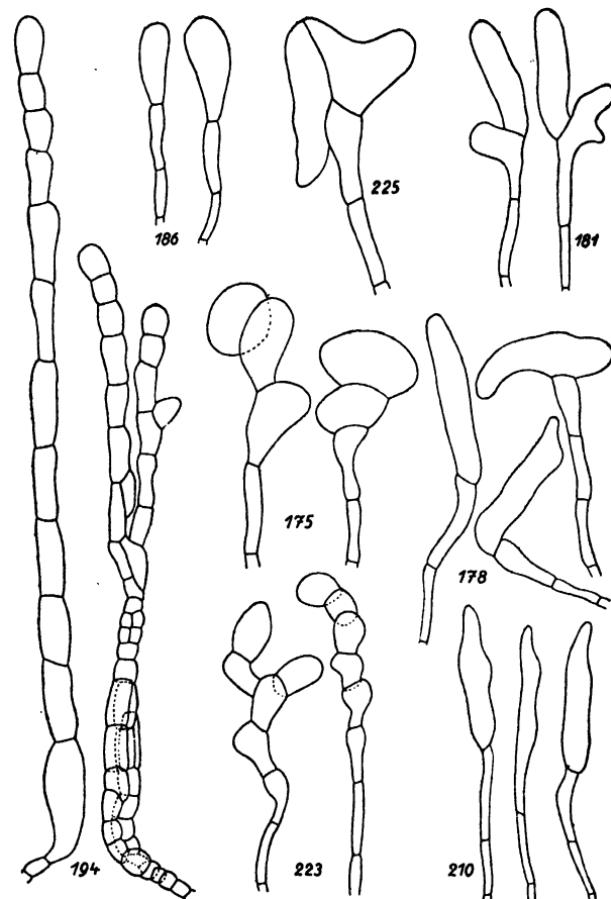


Abb. 8. Kurvenmässige Darstellung der F_1 Haplonten-Aufspaltung von *Physcomitrium piriiforme* \times *Funaria hygrometrica*. Ordinate zeigt die Anzahl der Pflanzen jeder Kategorie. Abszisse zeigt die Anzahl der *Physcomitrium* (Pi)-und *Funaria* (Hy)-Merkmale jeder Klasse. Gebrochene Linie: normale F_1 -Pflanzen von Pi \times Hy-Ausgezogene Linie: abnormale diploide Gametophyten Pi \times Hy-Punktierte Linie: normale F_1 -Pflanzen von Hy \times Pi.

Merkmal festzustellen, wie es für die Paraphysen Abb. 9 zeigt. Die Deutung dieser Befunde lässt sich aus denen der vorigen Kreuzung herleiten. Es tritt auch hier wieder eine Aufspaltung ein, sodass Mutter-, Vatergleiche und Kombinationsgenotypen entstehen. Alle diese Genkombinationen sind in einem Plasma der Mutter eingelagert. Der Unterschied der Eltern ist aber so gross, dass die Genkombination des Vaters mit dem mütterlichen Plasma nicht lebensfähig ist. Alle Vatergleichen und Vater-ähnlichen Genome sterben also in den Sporen ab und sind nicht entwicklungsfähig.

Diese Deutung lässt sich auch noch beweisen durch Befunde an

der Kreuzung *Physcomitrium eurystomum* × *Physcomitrella patens*. Hier bleiben die vier Sporen einer Tetrade im Verband beisammen. Die Produkte einer Reduktionsteilung können also alle erfasst wer-



für die eben vorgeführte Deutung der Kreuzung *Physcomitrium piriforme* × *Funaria hygrometrica* (Vergl. Abb. 10).

Diese Kreuzungen an *Funariaceen* ergaben das wichtige allgemeine Resultat, dass in jedem Organismus zwei vererbbare Bestandteile

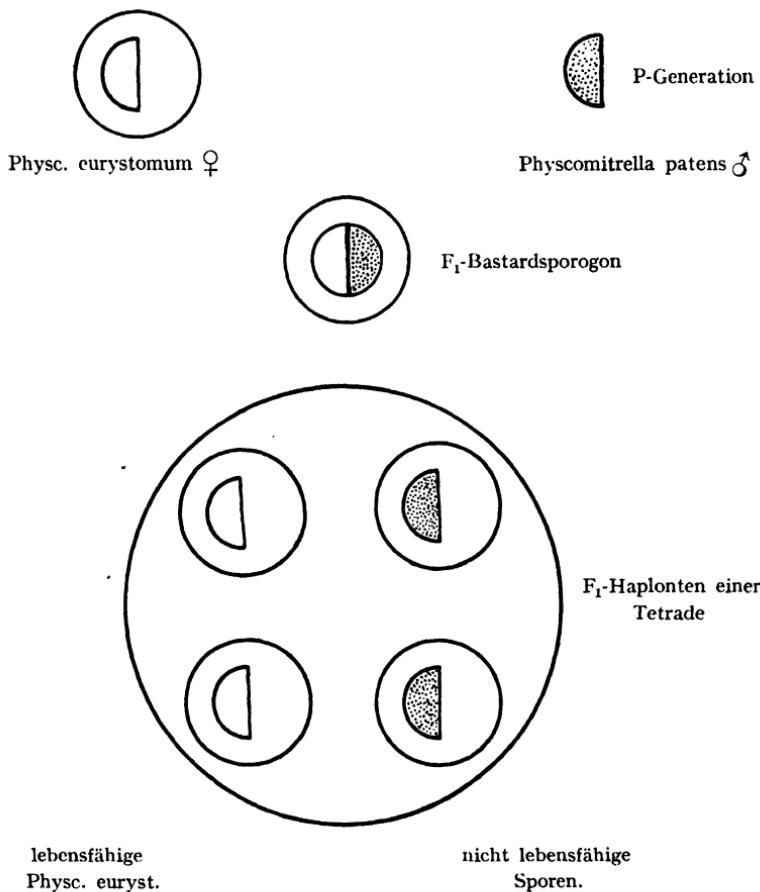


Abb. 10. Schema der Kreuzung *Physcomitrium curystomum* × *Physcomitrella patens* mit Tetradenanalyse.

vorhanden sind, einer im Plasma und einer in den Chromosomen. Während letzterer, aus Genen bestehend, die frei kombiniert werden können, von beiden Eltern weitergegeben wird, ist der plasmatische Bestandteil rein mütterlich vererbt. Das Zusammenwirken von beiden schafft die genetische Grundlage für die Merkmalsausbildung.

Aus diesem Zusammenhang ergibt sich aber auch die Lebensfähigkeit des neuen Organismus. Sind beide Bestandteile von zu sehr verschiedenen Eltern, dann ist die Lebensfähigkeit vermindert oder die Keime sind überhaupt nicht entwicklungsfähig.

b. Lebermoose: Trotz vieler Bemühungen verschiedener

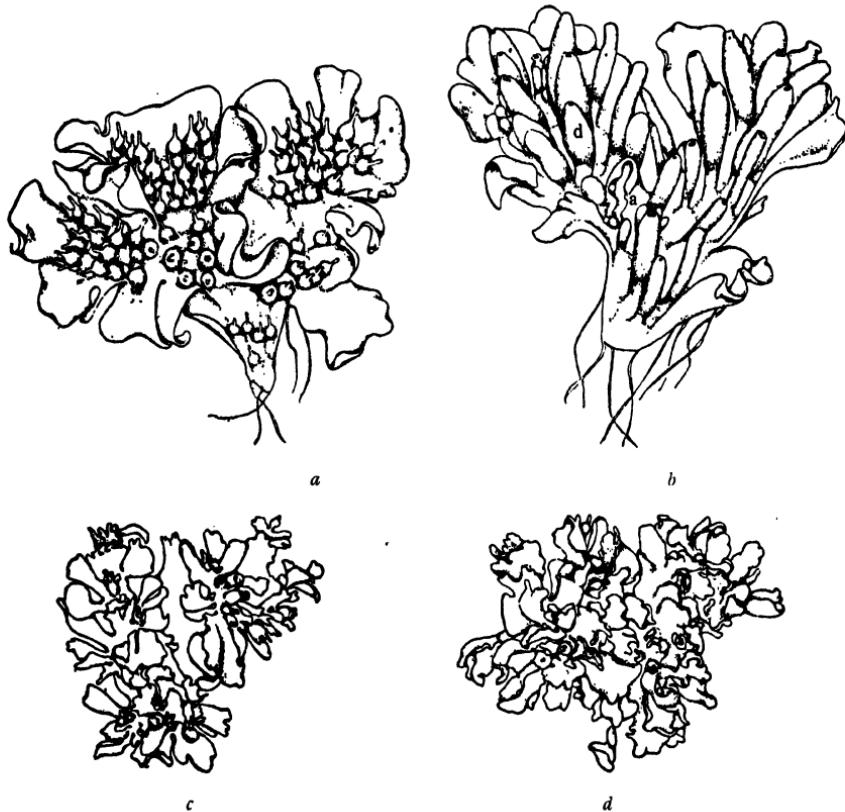


Abb. 11. *Sphaerocarpus Donnellii*. Normale ♂ (a) und ♀ (b) Pflanzen; „tufted“ ♂ (c) und „tufted“ ♀ (d) Pflanzen. Vergr. a, c 8 × ; b, d 6 × . — Nach ALLEN.

Autoren gelang es bisher nur ALLEN an *Sphaerocarpus* Bastardierung verschiedener Sippen zu erreichen. Auch eine Artbastardierung *S. Donnellii* × *texanus* wird erwähnt. Auf eine Reihe gelungener Bastardierungsexperimente mit *Marchantia* hat vor kurzem BURGEFF in einer kurzen Veröffentlichung ohne Einzelheiten hingewiesen. Die Versuche an *Sphaerocarpus* sind deswegen von grossem Interesse,

weil ja gerade hier wieder eine Tetradenanalyse möglich ist. An *Sphaerocarpus* wurden folgende Anlagen studiert:

Polycladous bedingt unregelmässige Verzweigung, Zipfel und Cilien auf der Oberseite der Thalli. Das Gen ist geschlechtsgekoppelt mit Austauschmöglichkeit.

Tufted bedingt abweichende Involucra. Das Merkmal ist sehr variabel (Abb. 11).

Isolierte Sporen bedingt Auflösung des Tetraden-Verbandes; ist im X-Chromosom lokalisiert und wird nur durch die Mutter vererbt.

Cupulate bedingt abweichende Involucra und wird nur durch die Mutter vererbt.

Vegetativness bedingt sehr stark vegetatives Wachstum und geringe Fertilität, ist vielleicht gekoppelt mit *tufted*.

Semisterility (analysiert von WOLFSON) bedingt Unterdrückung der Antheridien.

Die Tetradenanalyse ergab in vielen Fällen eine Aufspaltung in 2 Gruppen zu je zwei gleichen Typen, wie es eine Verteilung durch die erste Reduktionsteilung erfordert. In anderen Fällen traten aber vier verschiedene Typen in einer Tetrade auf. Ob hier eine Aufteilung in der 2. Teilung erfolgt, muss noch genauer analysiert werden. Besonders merkwürdig sind die seltenen Fälle, wo 4 gleiche Typen aus einer Tetrade hervorgehen. Ihre Deutung ist noch durchaus unklar. In Abb. 11 sind zwei der Formen von *Sphaerocarpus* wiedergegeben.

§ 3. Eigenschaften und Vererbung heteroploider Moose.

Methoden, die zur Entstehung heteroploider Moose führen: Durch die Arbeiten von É. und EM. MARCHAL, die wieder auf PRINGSHEIM und STAHL aufbauen, sind die Laubmose als Objekte bekannt geworden, an denen besonders leicht und sicher Formen mit abweichenden Chromosomenzahlen, also heteroploide Formen im Experiment erzielt werden können. Der einfachste Weg ist die Regeneration junger Sporophytengewebe (Abb. 12). Aus ihnen regenerieren diploide Gametophyten. Auf diesen bilden sich nach Befruchtung tetraploide Sporogone, die zu tetraploiden Gametophyten regenerieren können. Auf diesem Wege wurde an manchen günstigen Objekten mit Sicherheit noch die 16-fache Chromosomenzahl erreicht (FR. v. WETTSTEIN). Aus einer

Kreuzung eines diploiden Gametophyten mit einem haploiden entstehen triploide Sporogone. Durch Regeneration lassen sich daraus triploide Gametophyten erhalten. Auf entsprechendem Wege entstehen die pentaploiden, hexaploiden und weiteren Rassen. So leicht dieser Weg bei Laubmoosen zum Ziele führt, so wenig konnte man mit ihm bisher bei Lebermoosen Ergebnisse erreichen. Nur bei



Abb. 12. Regeneration eines Seta-Stückes von *Physcomitrium piriforme*. — Vergr. 60 ×.

Anthoceros gelang es BORNHAGEN und SCHWARZENBACH kleine diploide Regenerate zu züchten.

Andere Methoden zur Erzielung heteroploider Formen gehen wieder von experimentellen Störungen der Zellteilungen aus. An vegetativen Teilungen von Protonema-Zellen gelang es FR. v. WETTSTEIN durch Narcotica und hypertonische Lösungen Kernteilungen im Stadium der Anaphase rückgängig zu machen und so direkt diploide Ausgangszellen zu erzielen. Auch die Reduktionsteilungen können mit gleichen Mitteln beeinflusst und so diploide Sporen erhalten werden. Eine gelegentliche Verschmelzung zweier Tetradenkerne in der Sporenmutterzelle und Entstehung diploider Sporen und Pflanzen

auf diesem Wege, wurde von LORBEER (vergl. Abb. 13) bei *Sphaerocarpus* beobachtet.

Auf den bisher geschilderten Wegen entstehen stets Formen mit ganzzahligen Vielfachen der haploiden Chromosomenzahlen. Eine charakteristische Eigenschaft vieler heteroploider Pflanzen ist es nun, dass die höheren Chromosomenzahlen wieder herabreguliert werden zu Zahlen, die sich der haploiden Anzahl nähern. Es geschieht dies bei unregelmässigen Teilungen, die sowohl in vegetativen Zellen wie während der Reduktionsteilung eintreten können. Es werden einzelne oder mehrere Chromosomen eliminiert. So entstehen auf rein vegetativem Wege Seitenästchen, Blätter, Blattstücke usw. mit allen möglichen abweichenden Chromosomenzahlen oder es werden durch die Reduktionsteilung Sporen mit allen zufallsmöglichen Chromosomenkombinationen gebildet, die zu ebensolchen Pflanzen auskeimen können. Es entsteht eine bunte Mannigfaltigkeit verschiedenster Genotypen, über deren Eigenschaften an einzelnen Beispielen im Folgenden berichtet werden soll.

Vorher aber müssen einige Worte über die zytologischen Untersuchungen gesagt werden, die diese experimentellen Ergebnisse bestätigen. Schon É. und EM. MARCHAL haben die mit Hilfe der Regenerationsmethode erhaltenen diploiden Rassen zytologisch geprüft und dabei z. B. für *Bryum capillare* $n = 10$, $2n = 20$, für *Amblystegium serpens* $n = 12$, $2n = 24$ gefunden. FR. V. WETTSTEIN zählte an *Funaria hygrometrica* $n = 14$, $2n = 28$ und $4n = 56$ Chromosomen, bei den Bastarden *Physcomitrella* \times *Funaria* $2n = 30$, $4n = 60$, $8n = 120$ und $16n = 240$ Chromosomen. Auch der Verlauf der Reduktionsteilung mit ihren Störungen wurde untersucht. Schon MARCHAL'sstellten fest, dass die 4 homologen Chromosomen tetraploider Sporogone während der Diakinese in Vierergruppen beisammen liegen. SCHMIDT studierte in letzter Zeit die Teilungen von

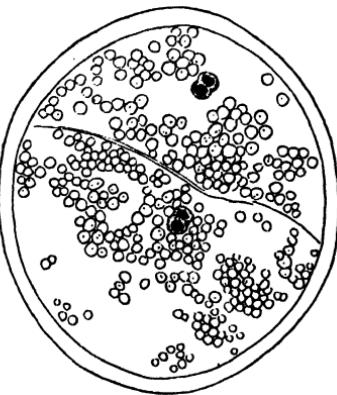


Abb. 13. Sporenmutterzellen von *Sphaerocarpus Donnellii* kurz nach der homöotypen Teilung. Abnorme Verschmelzung zweier Tetradenkerne.

— Nach LORBEER.

Physcomitrium piriforme tetraploid und fand zahlreiche Unregelmässigkeiten als Ursachen der oben erwähnten abweichenden Genotypen.

Im allgemeinen sind die Laubmose sehr ungünstige zytologische Objekte. Die Chromosomen sind klein und oft verklumpt, sodass nur schwer klare Zählungen möglich sind. Doch konnten die wesent-

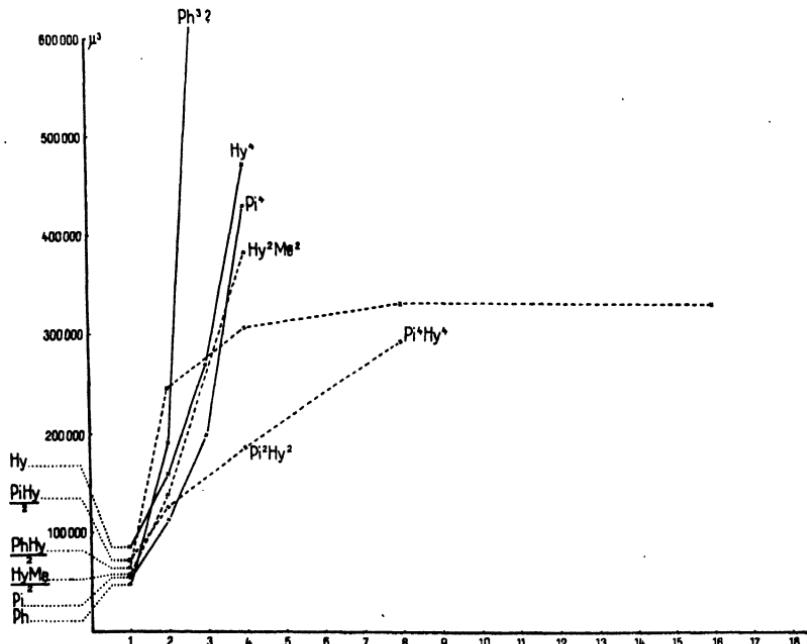


Abb. 14. Kurvenmässige Darstellung der Zunahme der Zellvolumina heteroploider Moosrasen.

lichsten experimentellen Ergebnisse auch zytologisch bestätigt werden. Die weitaus günstigeren Lebermoose fanden in letzter Zeit gründliche Bearbeitungen durch HEITZ und LORBEER, doch sind gerade hier die experimentellen Ergebnisse zur Frage der Heteroploidie vorerst noch gering.

Eigenschaften heteroploider Moose: Wir betrachten zunächst heteroploide Rassen reiner Linien. Die wesentlichste Folgeerscheinung vermehrter Chromosomensätze ist die Vergrösserung des Zellvolumens proportional der Chromosomenzahl. Auf ihr beruht die Vergrösserung der ganzen Pflanzen, aller Or-

gane, die Erscheinung die als Riesen (Gigas-) Wuchs bezeichnet wird. Betrachten wir die Volumina in kurvenmässiger Darstellung (Abb. 14),

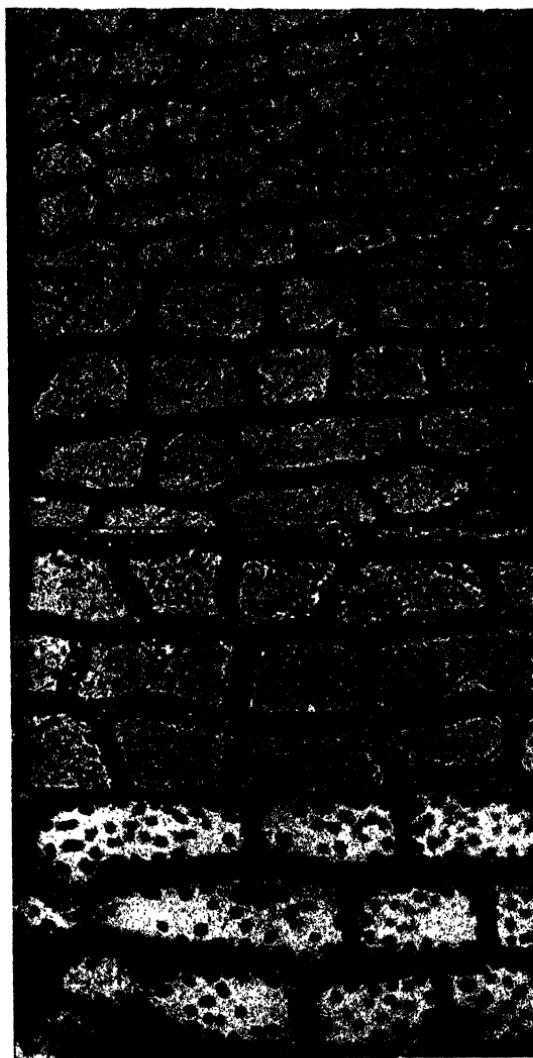


Abb. 15. Zellvolumina der Blätter von *Funaria hygrometrica haploid* rechts, nach links: diploid, triploid und tetraploid. — Vergr. 200 ×.

so sehen wir fast stets ein sehr starkes Ansteigen proportional der Chromosomenzahl. (Vergl. auch Abb. 15.) Nur die Art dieser Proportionalität ist noch immer trotz vieler Messungen unsicher. Am

wahrscheinlichsten ist es, dass die Vergrösserung proportional einem Sippenkonstanten Faktor α nach der Gleichung $V_n = V_1 \alpha^{n-1}$ an-



Abb. 16. *Funaria hygrometrica* oben, *Bryum caespiticium* unten, links haploid, rechts diploid. — Vergr. 25 ×.

steigt, wobei V_n das jeweilige Volumen der heteroploiden Rasse, V_1 das Volumen des Haplonten und n die Zahl der Chromosomen-garnituren angibt. Der Faktor schwankt bei den einzelnen Sippen

und Arten um ca 2, sodass meistens die diploiden Rassen das doppelte Zellvolumen der haploiden zeigen. Doch wurden von M. TOBLER auch Werte für $\alpha > 6$ bei manchen Sippen von *Funaria hygrometrica* gefunden. Bei *Bryum caespiticium* ♀ ist $\alpha = 1,45$. In einem Falle wurde bisher auch $\alpha < 1$ gefunden, nämlich ca 0,5 bei *Anthoceros*. Das bedeutet, dass auch eine Verkleinerung des Zellvolumens heteroploider Zellen eintreten kann.

Die Organgrößen richten sich bei diploiden Gametophyten meistens nach dem Zellvolumen (Abb. 16). Doch treten manchmal auch geringere oder stärkere Größenzunahmen auf, die durch Änderungen der Zellzahlen im gleichen Organe bedingt sind. Ganz allgemein sinkt die Zellzahl bei triploiden und tetraploiden Rassen reiner Linien ganz erheblich, sodass es dann meistens nur mehr zu recht verkümmerten Organen kommt (Abb. 17). Je stärker die Zunahme der Zellgröße ist, umso rascher tritt monströse Ausbildung ein. Auch an fast jeder anderen Eigenschaft lässt sich die Wirkung der vermehrten Chromosomensätze feststellen. Genauer untersucht wurden bisher die Teilungsgeschwindigkeiten der Protonenazellen (DÖRRIES-RÜGER), die zuerst ansteigen, bei höheren Valenzstufen aber gleichmäßig unter den Wert des Haplonten absinken. (Abb. 18). BECKER untersuchte die osmotischen Werte der Zellen und fand ein zur Valenzstufe verkehrt proportionales Absinken dieser Werte (Abb. 19). Auch die Chloroplastengrößen scheinen beeinflusst zu werden, wie dies SCHRATZ festgestellt hat.

Alle diese Folgeerscheinungen der erhöhten Valenzstufen sind aber nur quantitativer Art. In seltenen Fällen finden wir auch qualitative Veränderungen. Das schönste Beispiel ist *Phascum cuspidatum*, dessen eigenartige keulige Verdickungen der Blattrippenenden an den diploiden Pflanzen schon MARCHAL's untersucht haben. (Vergl. Abb. 20). Sie fehlen nicht nur den Haplonten voll-

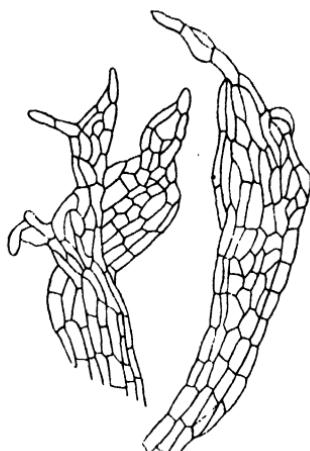


Abb. 17. Monströse Blätter von *Funaria hygrometrica tetraploid.*
— Vergr. 25 × .

ständig, sondern dürften auch kaum Analoga in der Organbildung der andern Moose besitzen.

Eine wesentliche Eigenschaft der heteroploiden Rassen sind schliesslich die schon oben erwähnten Unregelmässigkeiten der vegetativen und Reduktionsteilungen. Der Grad dieser Unregelmässig-

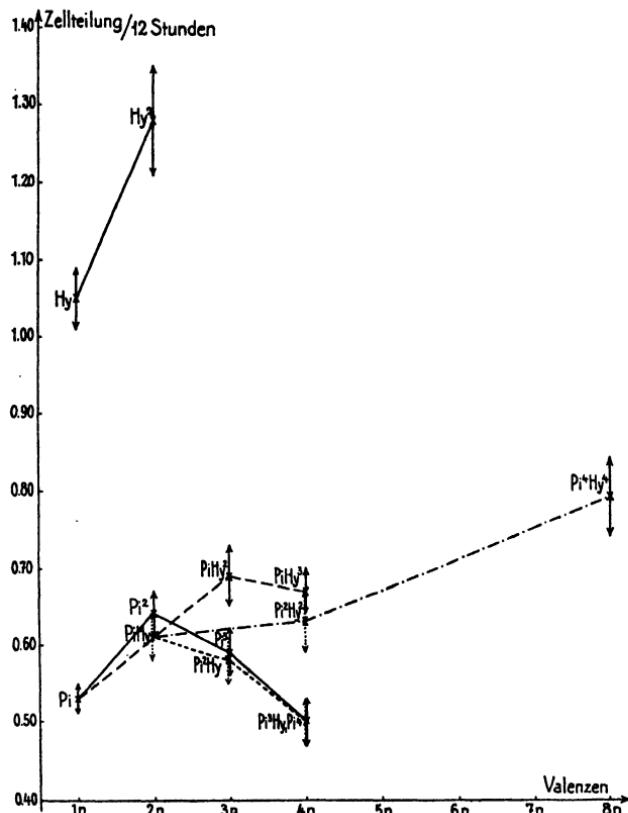


Abb. 18. Teilungsarten heteroploider Moose. — Nach K. DÖRRIES-RÜGER.

keiten ist stark abhängig von der Sippe oder Art. So finden wir z. B. bei *Physcomitrium eurystomum* geringe Störungen, bei *Funaria hygrometrica* dagegen solche in weitestgehendem Masse.

Im allgemeinen sind die Folgeerscheinungen an heteroploiden Rassen dann ausgeglichener, wenn es sich um Vermehrung ganzer Chromosomensätze handelt, stärker abweichend und monströs, wenn einzelne oder nur wenige Chromosomen vermehrt sind. Es

finden sich hier bei Moosen dieselben Beobachtungen, wie sie auch bei Blütenpflanzen z. B. *Datura* in neuerer Zeit gemacht wurden.

Wenn wir bisher nur heteroploide Rassen reiner Linien im Auge hatten, so liegen die Verhältnisse etwas anders bei heteroploidem

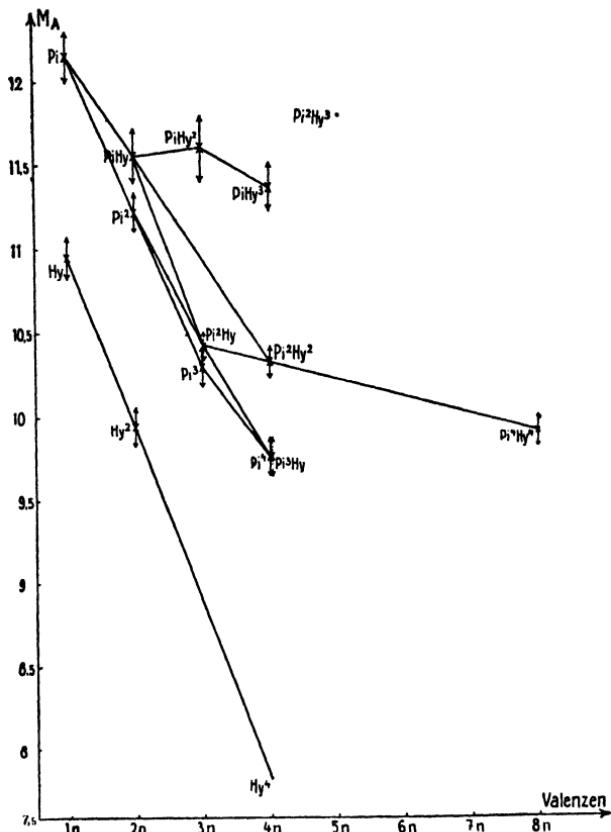


Abb. 19. Mittelwerte (Ma) der osmotischen Werte (in Atmosphaeren) heteroploider Moose. — Nach BECKER.

Bastarden. Schon die Zunahme der Zellvolumina folgt hier anderen Gesetzmässigkeiten. Ein Vergleich der Kurven (Abb. 14) der Valenzstufen reiner Linien und Bastarde zeigt z. B. für *Physcomitrella* × *Funaria* zwar auch ein Ansteigen der Zellvolumina, das aber im Gegensatz zu den reinen Linien immer langsamer wird. Die Volumina auch der höheren Valenzstufen sind dadurch nicht wesentlich grösser

als die der Diplonten, sodass auch Rassen mit 16n noch gut lebensfähig sein können, während bei den reinen Linien die Grenze der Lebensfähigkeit infolge zu grossen Zellvolumens meist bereits bei 4n erreicht ist.

Geradeso wie die Einzeleigenschaften der reinen Linien stark von der Valenzstufe abhängig sind, so finden wir sie auch bei Bastarden beeinflusst. Nur kommt hier noch das gegenseitige Mengen-Verhältnis der einzelnen von den Eltern eingeführten Chromosomen wesentlich für die Ausbildung der Eigenschaft in Betracht. In den Chromosomen liegen die Gene. Werden also in einer triploiden Pflanze zwei

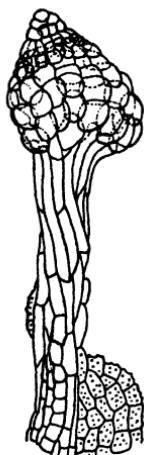


Abb. 20. Keulige
Bildung am Blattrip-
penende von *Phascum*
cuspidatum diploid. —
Vergr. 60 ×.

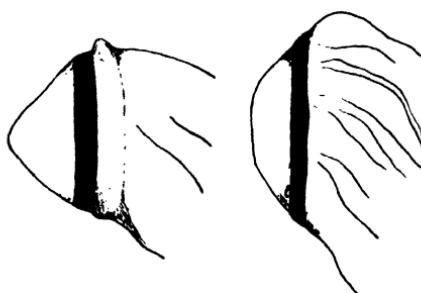


Abb. 21. Deckel zweier Rassen von *Funaria*
hygrometrica. — Vergr. 25 ×.

Chromosomen vom einen Elter und eines vom anderen, in einer anderen triploiden die drei homologen Chromosomen im umgekehrten Verhältnis eingeführt, so werden die vorhandenen Gene im Verhältnis 2A : 1a oder 1A : 2a vorhanden sein. Ist die Genwirkung der Genmenge proportional, dann muss dies bei einem Vergleich solcher verschieden aufgebauter heteroploider Bastardrassen zur Geltung kommen. Tabelle 3 zeigt ein schönes Beispiel dieser Art.

Die Gestaltung des Deckels der Kapsel von *Funaria hygrometrica* wird durch ein Genpaar bedingt, das flachere oder spitzere Deckel

verursacht (Abb. 21). Das Verhältnis von Durchmesser zur Höhe kann durch eine Masszahl ausgedrückt werden. In Tabelle 3 sind diese Zahlen für die verschiedenen Valenzstufen der Bastarde eingetragen. Sie zeigen deutlich die volle Proportionalität der Genwirkung zur Genmenge.

Tabelle 3.
Deckelform, Durchmesser : Höhe

diploid	BB 4,80	—	—	B × b 2,99	—	—	bb 2,63
triploid	BBB 4,52	—	BB × b 3,97	—	bb × B 2,91	—	bbb 2,71
tetraploid	BBBB 5,29	BB × Bb 5,13	—	BB × bb 3,04 Bb × Bb 2,75	—	bb × Bb 2,59	bbbb 2,68

Doch gilt dies wahrscheinlich nur solange, als diese verschiedenen Genmengen im gleichen Plasma sich auswirken können. Untersuchen wir heteroploide Stufen von Bastarden mit stark verschiedenem Plasma, so tritt deutlich hervor, dass eine Vermehrung der Wirkung nur dann bei vermehrter Anlagenmenge eintritt, wenn die Gene im eigenen Plasma zur Wirkung kommen. Plasmafremde Gene können sogar in der vielfachen Menge in ihrer Wirkung gänzlich unterdrückt sein. So stellt Abb. 22 die Peristome der Kreuzung *Physcomitrium piriforme* × *Funaria hygrometrica* (Pi × Hy) in Aufsicht dar. Letzteres besitzt ein sehr stark differenziertes Peristom, von dem einige äussere Peristomzähne gezeichnet sind. Erstes bildet kein Peristom. Wir sehen in den einzelnen heteroploiden Verbindungen Pi Hy, Pi Hy², Pi Hy³ die Wirkung der Hy-Gene zwar immer stärker hervortreten. Trotzdem aber bei Pi Hy³ die Wirkung von Hy bereits das dreifache beträgt, ist die Peristomausbildung noch durchaus unvollständig. Ein Verhältnis 1 : 3 zeigt dagegen bei Bastarden mit gleichem Plasma bereits eine volle dominante Wirkung des dreifach vorhandenen Genes. Man könnte vermuten, dass eine Vermehrung vielleicht zu Pi Hy⁴ hier dasselbe erzielen würde. Dass dies nicht eintritt, zeigt uns das Verhalten der Kreuzung *Physcomitrella* × *Funaria* (Ph Hy), deren Peristome im Längsschnitt in Abb. 23 wiedergegeben sind. Hier konnten viel mehr

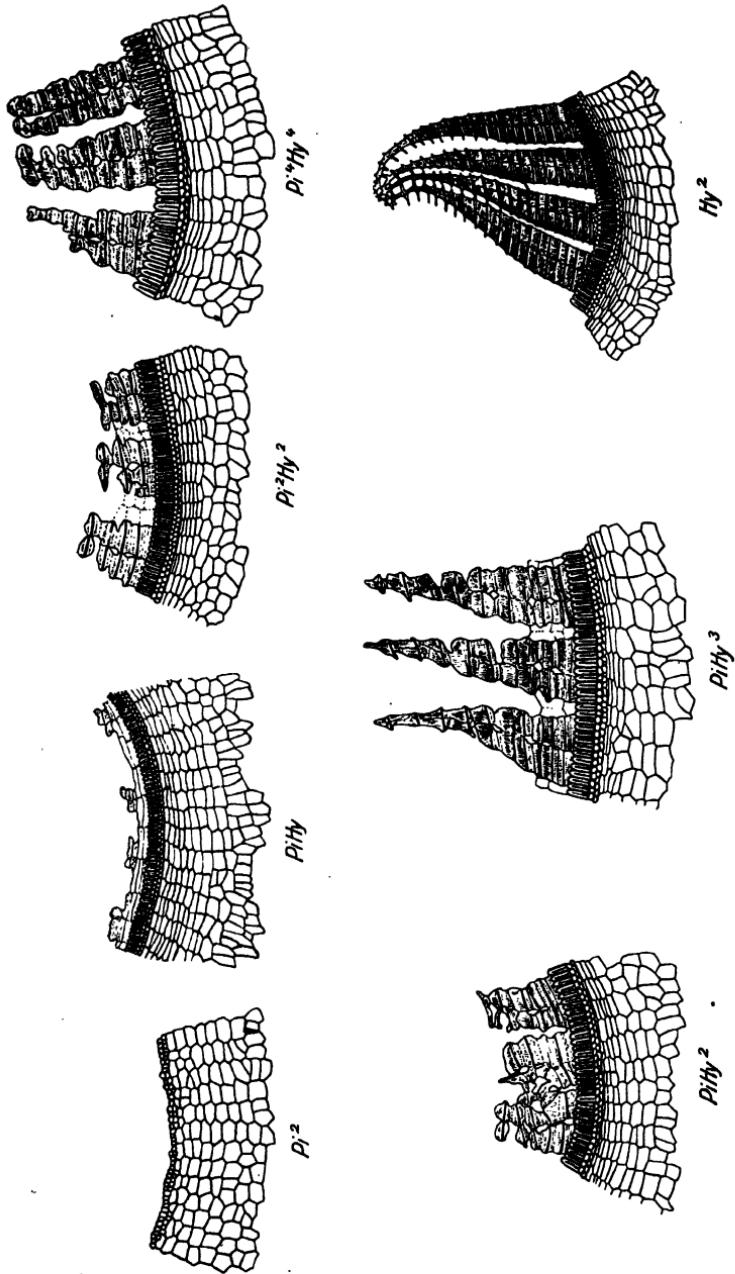


Abb. 22. Peristom von *Physcomitrium trichiforme*, *Funaria hygrometrica* und einiger polyplöider Bastarde. — Vergr. 60 X.

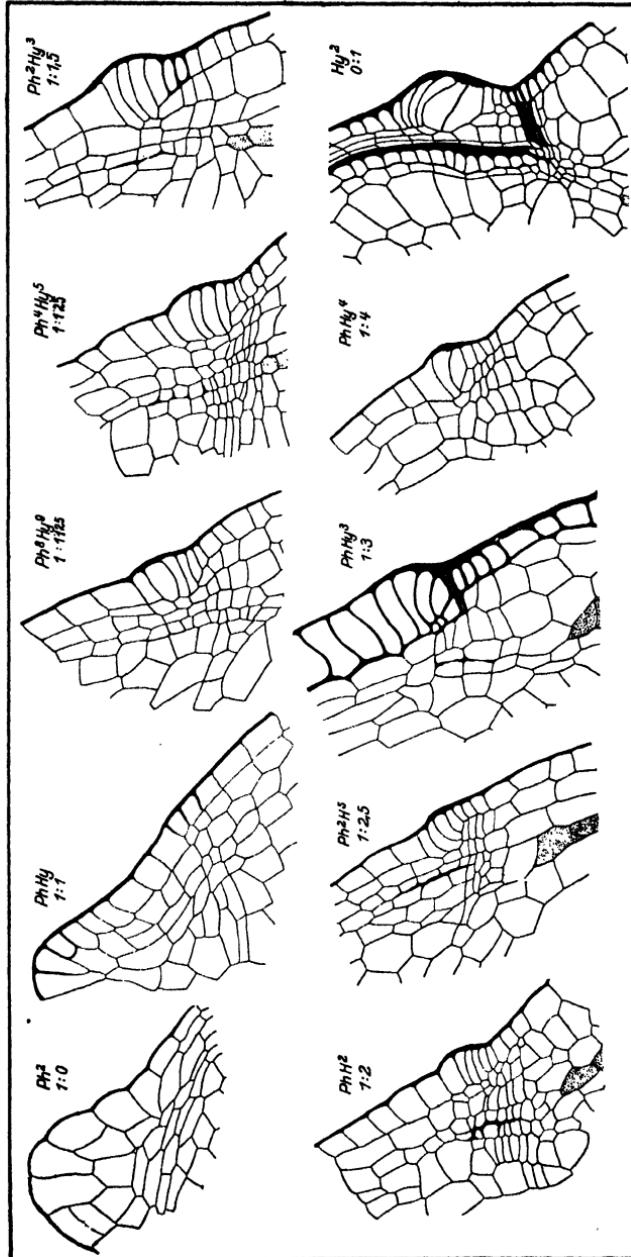


Abb. 23. Sporogon längsschnitte in Peristomhöhe von *Physcomitrella patens*, *Funaria hygrometrica* und einigen polyploiden Bastarden.
— Vergr. 105 ×.

Valenzstufen in sehr verschiedenen Mengenverhältnissen der beiden Partner untersucht werden. Es zeigte sich, dass bis zu einem Verhältnis von Ph : Hy wie 1 : 2 oder 1 : 2,5 noch ein Ansteigen der Wirkung von Hy zu sehen ist, während dann bei weiterer Vermehrung von Hy wieder eine Abschwächung bis zum Auslöschen der Wirkung bei $\text{Ph} : \text{Hy}^4 = 1 : 4$ eintritt. Selbst das Maximum der Hy-Wirkung bei 1 : 2 oder 1 : 2,5 kann nur kleine Peristom-Rudimente erzielen, weil die Hy-Gene nicht im Ph-Plasma voll zur Wirkung kommen können. Dasselbe lässt sich auch aus den wiedergegebenen Kurven für die Teilungsgeschwindigkeiten und osmotischen Werte entnehmen. Auch hier wird das Ansteigen der Wirkung bei vermehrter Genmenge vermindert oder aufgehoben durch fremdes Plasma, in dem diese Genmengen wirken müssen (vergl. Abb. 18 u. 19).

Mit diesen Beobachtungen kommen wir aber weiter zu Feststellungen von allgemeiner Bedeutung. Wir haben gesehen, dass durch die Analyse heteroploider Rassen alle möglichen Eigenschaften zu Tage treten, die auf die Vermehrung oder Verringerung einzelner Chromosomen oder ganzer Chromosomensätze zurückzuführen sind. Die Wirkung dieser Chromosomenzahlveränderungen beruht wohl zum grössten Teil auf den in den Chromosomen gelagerten Genen, die so in ihrem Mengenverhältnis verändert werden. Wenn also an einem Material heteroploider Rassen, aus einer reinen Linie gewonnen, verschiedene Eigenschaften verändert auftreten, dann dürfen wir diesen Eigenschaften Gene zuordnen, die in den Chromosomen gelagert sind und die Eigenschaften beeinflussen. Wir hatten bisher als einzige Methode zur Analyse des Genbestandes die Kreuzung des betreffenden Organismus mit einem anderen und die Untersuchung der Spaltungsverhältnisse. Eine genaue Analyse heteroploider Rassen gibt uns nun eine zweite Möglichkeit, auch dann einen Genbestand zu untersuchen, wenn nur eine einzige reine Linie vorlag. Wenn die Kreuzungsanalyse nur solche Gene zugänglich macht, die als verschiedene Genpaare (Allelenpaare) vorhanden sind, so vermittelt die Heteroploidienanalyse auch solche, die nicht als Allelenpaare in Erscheinung treten. So zeigt Abb. 24 eine Anzahl Paraphysen von *Physcomitrium piriforme* in verschiedenen heteroploiden Rassen. Die „Formenmannigfaltigkeit“ zeigt uns, wie kompliziert die Grundlage für dieses Organ sein muss, trotzdem bisher noch kein

Allelenpaar für diese Paraphysen durch das Kreuzungsexperiment erfasst werden konnte.

Die Genwirkung erwies sich als verschieden, je nachdem, ob diese

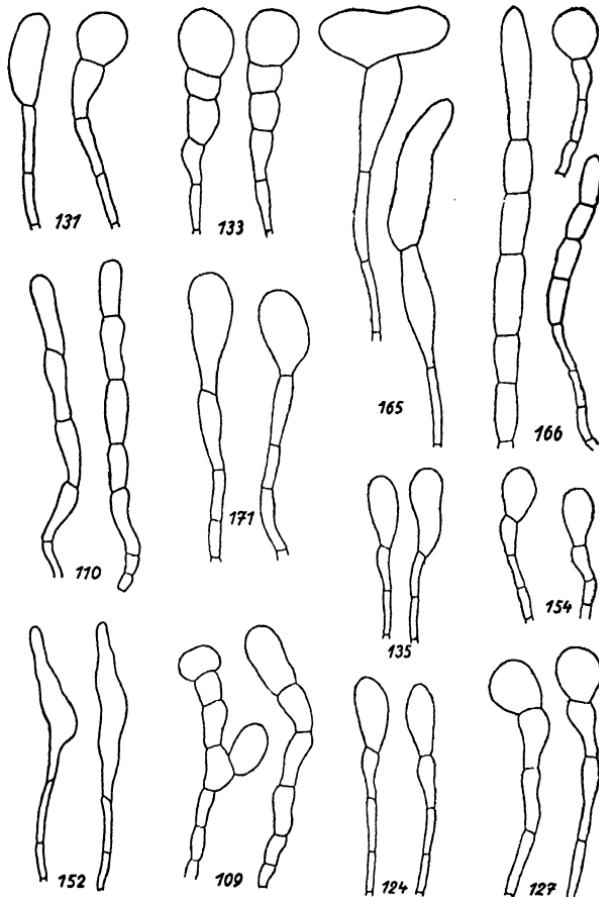


Abb. 24. Paraphysen verschiedener heteroploider Rassen, die aus einer reinen Linie von *Physcomitrium* gezüchtet sind. — Vergr. 100 ×.

im eigenen oder fremden Plasma vor sich geht. Ein Vergleich dieser Genwirkungen kann also auch zur Ermittlung herangezogen werden, ob und in welchem Grade das Plasma an der Ausbildung eines Merkmals beteiligt ist. Wir haben so auch wieder neben der Methode der reziproken Kreuzung ein zweites Mittel erhalten, die plasmatischen

Grundlagen der Organbildung mit Hilfe der Heteroploidie zu untersuchen.

Bisher wurden nur solche Rassen heteroploider Moospflanzen behandelt, die ein ganzzahliges Vielfaches des einfachen Chromosomensatzes oder diesen um einzelne Chromosomen vermehrt enthalten. Immer war es eine Vermehrung des haploiden Satzes, der die Ursache der Veränderungen bildete. In letzter Zeit sind an *Physcomitrium piriforme* durch SCHMIDT und FR. v. WETTSTEIN Beobachtungen gemacht worden, die zeigen, dass auch eine Verminderung des haploiden Chromosomensatzes möglich ist. Der Chromosomensatz von *Physcomitrium piriforme* besteht aus 36 Chromosomen. Unter vielen heteroploiden Rassen dieser Art wurden zwei verschiedene gefunden, die nur 18 Chromosomen im Gametophyten besitzen. Jede dieser beiden bildet Sporogone mit 36 Chromosomen, die regeneriert Pflanzen ergaben mit 36 Chromosomen im Gametophyten, also der gleichen Zahl, welche die normale Pi-Pflanze besitzt. Diese beiden sind aber nicht mit letzterer identisch. Sie zeigen beide deutlichen Gigas-Wuchs gegenüber den Ausgangspflanzen mit 18 Chromosomen und sind auch sonst durch besondere Merkmale gekennzeichnet. Es liegen also zwei Pflanzen vor, die mit der halben Chromosomenzahl lebensfähig sind. Wir haben sie als *Hemiplonten* bezeichnet. Das normale haploide *Physcomitrium piriforme* hat einen Chromosomenbestand aus zwei Halbsätzen. Dass dies so ist, lässt sich dadurch erweisen, dass die beiden *Hemiplonten* gekreuzt werden können, woraus sich ein Sporogon mit $18 + 18 = 36$ Chromosomen ergibt. Ein daraus gezüchtetes Regenerat ergab eine ganz normale *Physcomitrium piriforme*-Pflanze. Weitere Untersuchungen sollen diese Ergebnisse noch erhärten und auch zeigen, ob noch eine weitere Zerschlagung dieser Chromosomengarnituren möglich ist (Vergl. Abb. 25).

§ 4. Geschlechtsvererbung und -Bestimmung. Immer stellt die genetische Grundlage für die Geschlechtsausbildung einen wichtigen Sonderfall der allgemeinen Genetik dar, der, getrennt behandelt zu werden, wichtig genug ist. Bei den Moosen mit ihrem antithetischen Generationswechsel vollzieht sich die geschlechtliche Differenzierung auf dem haploiden Gametophyten. Zweierlei grundlegend verschiedene Verteilungsweisen müssen auseinander gehalten werden. Ent-

weder werden an einem aus einer Spore entwickelten Gametophyten beiderlei Sexualorgane, Antheridien und Archegonien gebildet — der *synözische Verteilungstypus* oder ein aus einer Spore entwickelter

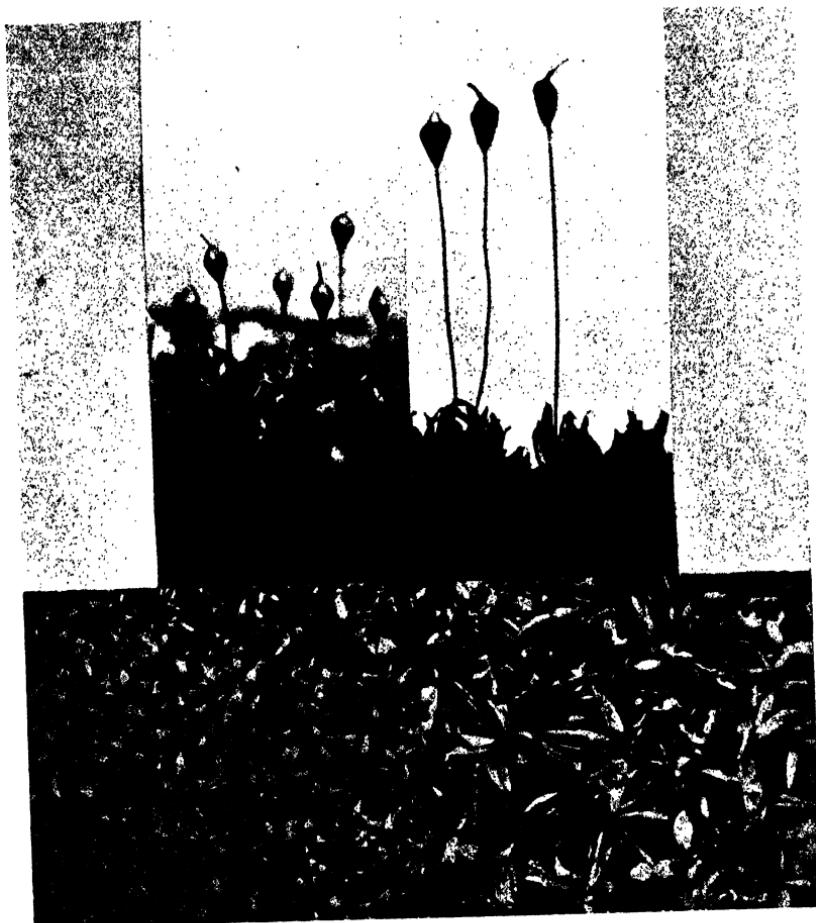


Abb. 25. *Physcomitrium piriiforme*, ein Hemiplont links, normale haploide Pflanzen rechts. — Vergr. 1.5 und 2.5 ×.

Gametophyt trägt nur Antheridien, ein anderer nur Archegonien — der *heterözische Verteilungstypus*. Für beide sind die genetischen Grundlagen ganz verschieden.

Synözischer Typus. Beiderlei Organe erscheinen auf demsel-

ben Individuum. Dabei ist es für diese allgemeine Betrachtung der genetischen Grundlagen ganz gleichgültig, welche besondere Art der Verteilung, ob zwittrig, parözisch u.s.w. vorliegt. Es lässt sich erweisen, dass die Anlagen (Gene) für die Ausbildung beider Sexualorgane bei diesem Typus in jeder Zelle vorhanden sind. Ob dann an einer bestimmten Stelle Antheridien oder Archegonien zur Ausbildung

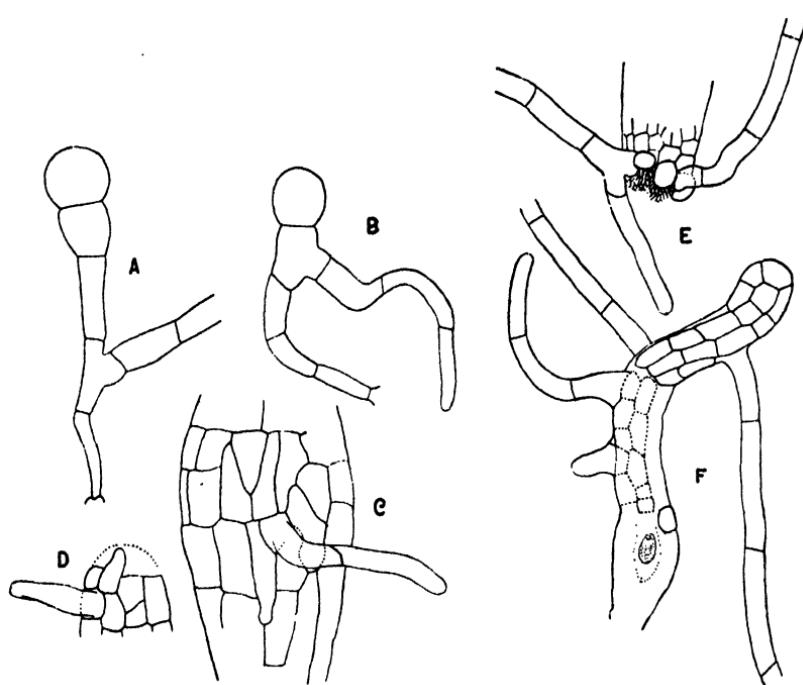


Abb. 26. *Funaria hygrometrica*. Regeneration der Antheridienzellen und Paraphysen (A—D), der jungen Archegonien (E, F). — Vergr. 180 ×. — Nach CORRENS.

kommen, welche dieser Anlagen also zur Wirkung gelangen, darüber entscheiden äussere Bedingungen. Der Beweis ist durch Regenerationsexperimente zu führen. Es muss bewiesen werden, dass auch die Zellen der Antheridien und Archegonien noch immer beiderlei Anlagen enthalten. So hat CORRENS bei *Funaria hygrometrica* gezeigt, dass abgelöste Antheridien aus ihren Wandzellen, junge Archegonien aus ihren Halszellen Protonemata regenerieren können (Abb. 26). Die Protonemata wurden zu erwachsenen Pflanzen herangezogen. An ihnen wurden, gleichgültig woher sie stammten, wieder beiderlei,

Antheridien und Archegonien, in normaler Verteilung gebildet. Die Versuche wurden von FR. v. WETTSTEIN dahin erweitert, dass auch die Bauchkanalzelle, also die Schwesterzelle der Eizelle in gleicher Weise, mit dem gleichen Ergebnis zur Regeneration gebracht werden konnte. Es ist damit bewiesen, dass jede Zelle eines synözischen Mooses, auch die der Sexualorgane selbst, beiderlei Anlagen zur Ausbildung der Sexualorgane haben und dass nur die jeweilige Konstellation der äusseren Bedingungen darüber entscheidet, ob an einer Stelle ein Antheridium oder ein Archegonium entsteht.

Heterözischer Typus. Schon äusserlich liegen hier die Verhältnisse anders. Ein Individuum trägt stets nur das eine oder andere Geschlecht. Die genetische Grundlage dieser Geschlechtsbestimmung glauben wir in folgender Auffassung gegeben. Wie im vorhergehenden Fall der synözischen Verteilung enthalten alle Zellen beiderlei Anlagen für die Sexual-Ausbildung. Außerdem ist aber ein Anlagenpaar vorhanden, das diese Ausbildung kontrolliert. Es sorgt dafür, dass die einen oder anderen Anlagen unterdrückt, die entgegengesetzten zur Wirkung kommen, realisiert werden. Wir nennen sie Realisatoren. Es sind Gene, ein Allelenpaar, das in einem Chromosomenpaar gelagert ist und durch die Befruchtung vereinigt, durch die Reduktionsteilung wieder getrennt wird. Durch die Reduktionsteilung erhalten von den 4 Sporen einer Tetrade zwei den männlichen, zwei den weiblichen Realisator. Die sich daraus entwickelnden Pflanzen sind daher nur männlich oder nur weiblich. Im Befruchtungsprozess kommen die Realisatoren zusammen, jede Sporophytenzelle enthält daher beiderlei bis zur Reduktionsteilung, wo die Gene wieder verteilt werden.

Als experimentelle Beweise können folgende Versuche gelten. Schon DOUIN, in neuerer Zeit vor allem ALLEN und LORBEER stellten in vielen Beobachtungen und Versuchen an *Sphaerocarpus* fest, dass von den 4 Sporen einer Tetrade immer je zwei männlich und zwei weiblich bestimmt sind. Unsere Forderung bezüglich des Reduktionsteilungsergebnisses ist damit bestätigt. Alle Versuche, die Gametophyten in ihrer geschlechtlichen Bestimmung durch äussere Bedingungen abzuändern, wie dies bei synözischen Moosen leicht möglich ist, schlagen hier fehl, weil die Bestimmung durch den in den Zellen vorhandenen Realisator festgelegt ist. Nach der dargelegten Vorstellung müssen in den Zellen der Sporophyten beider-

lei Realisatoren vorhanden sein. Die glänzenden Experimente von É. und EM. MARCHAL haben dies bewiesen. Die Zellen des Sporophyten sollen beiderlei Realisatoren erhalten. Daher müssen auch die Zellen der aus den Sporogonen regenerierten diploiden Gametophyten gleichen Inhalts sein. Es müssen daher an diesen auch beiderlei Sexualorgane auftreten können. Die diploiden Rassen heterö-

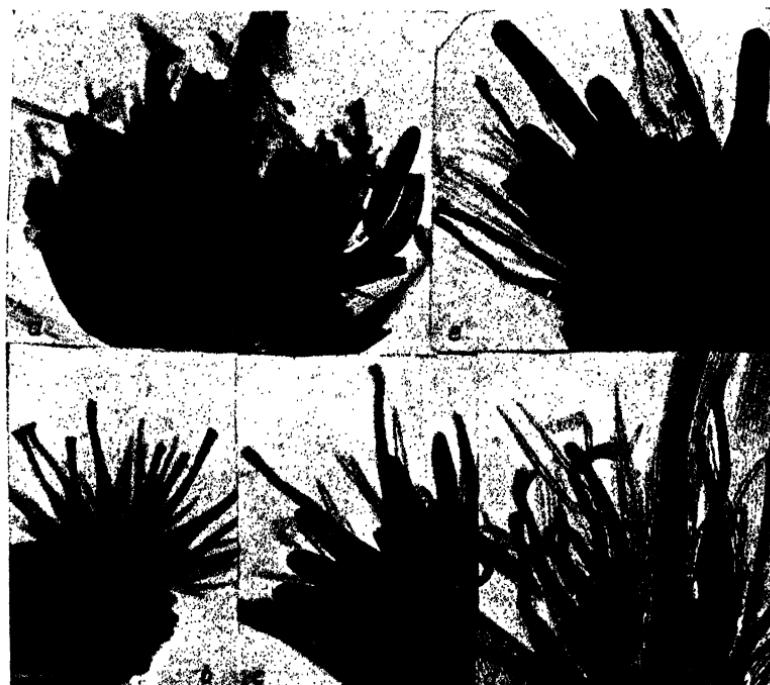


Abb. 27. *Bryum caespiticium*, a Antheridienstand, b Archegoniumstand, c diploider Zwitterstand, Archegonien und Antheridien fast gleich alt, erstere gering an Zahl; d und e triploider ($\text{♀} \text{♂}$) Zwitterstand, bei d jüngerer Stand mit zahlreichen Archegonien, bei e älterer Stand, die Antheridien erscheinen später, Archegonien bereits alt.
— Vergr. 50 ×.

zischer Moose werden danach synoecisch erwartet werden dürfen. MARCHALS haben dies an *Bryum caespiticium*, *Mnium hornum* u. a. FR. v. WETTSTEIN an ähnlichen Objekten, BORNHAGEN und SCHWEIZER an *Splachnum sphaericum* wiederholt nachweisen können. (Abb. 27.)

Freilich muss diese Synoecie nicht immer äusserlich zum Vorschein kommen. Von *Sphaerocarpus* konnte LORBEER diploide Pflanzen

erhalten. (Vergl. Abb. 13.) In manchen Fällen verschmelzen hier die jungen Tetradenkerne so miteinander, dass je ein männlich und weiblich bestimmter Kern zu einem diploiden zusammentreten. Die Zellen solcher diploider Thalli haben also jedenfalls beiderlei Realisatoren. Trotzdem waren sie äusserlich weiblich, wohl deshalb, weil der weibliche Realisator hier über den männlichen dominant ist. Dass eine solche Dominanz möglich ist, beweisen Versuche von FR. v. WETTSTEIN mit heteroploiden Rassen von *Bryum caespiticium*. Wie schon mitgeteilt wurde, sind hier die Haplonten heterözisch, die Diplonten synözisch-zwittrig. Nun gelingt es mit Hilfe der früher geschilderten Methoden, durch Störung der Protonemateilungen von männlichen und weiblichen Haplonten rein männliche und weibliche Diplonten zu züchten. Eine Befruchtung dieser beiden lässt tetraploide Sporogone und nach Regeneration tetraploide Gametophyten entstehen, die jetzt natürlich wieder zwittrig sind. Es kann aber auch das diploide Weibchen mit dem haploiden Männchen verbunden werden, woraus triploide Sporogone und nach Regeneration wieder triploide Gametophyten entstehen. Letztere enthalten jetzt zwei weibliche und einen männlichen Realisator. Die Pflanzen sind zwittrig. Das zu Gunsten der Weibchen-Bestimmung verschobene Anlagen-Verhältnis bedingt aber eine schwache Dominanz der Weibchenbestimmer, indem die Zahl der Archegonien den Antheridien gegenüber stark vermehrt ist und erstere auch früher erscheinen. (Abb. 27.)

Von Blütenpflanzen ist es bekannt, dass sich der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung bei Heterözisten im Verhalten der Chromosomen wiederspiegelt. Die Geschlechts-Realisatoren sind in den sogenannten Geschlechtschromosomen gelagert und diese untereinander vielfach verschieden gestaltet. In günstigen Fällen finden sich nun auch bei einigen Lebermoosen analoge Verhältnisse. So beobachteten zuerst ALLEN und SCHACKE bei *Sphaerocarpus* (Abb. 28) in der männlichen und weiblichen Pflanze chromosomale Verschiedenheiten. LORBEER bestätigte dies und beobachtete gleiches bei *Riella helicophylla*. SHOWALTER und HEITZ fanden chromosomale Verschiedenheiten bei *Pellia Fabroniana* und *P. Neesiana*. Bei allen diesen Moosen enthalten die weiblichen Pflanzen ein grösseres Chromosom, dem in den männlichen ein kleineres entspricht. In den Sporogonzellen findet sich ein ungleiches Chromosomenpaar, das

durch die Reduktionsteilung wieder auf die Sporen verteilt wird. LORBEER hat versucht, genauere Messungen über Chromosomenvolumen der beiden Geschlechter von *Sphaerocarpus* zu erzielen und findet ein Verhältnis von 1 : 1,7 von Männchen zu Weibchen. Für die Zellvolumina wurde ebenfalls ein Verhältnis von 1 : 1,7 erhalten, woraus sich eine Proportionalität zwischen Chromatin-Volumen und Zellvolumen ergeben könnte.

Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind bei Moosen sicher häufig. Es braucht nur auf die Verschiedenheit der Perichaetialblätter, Para-

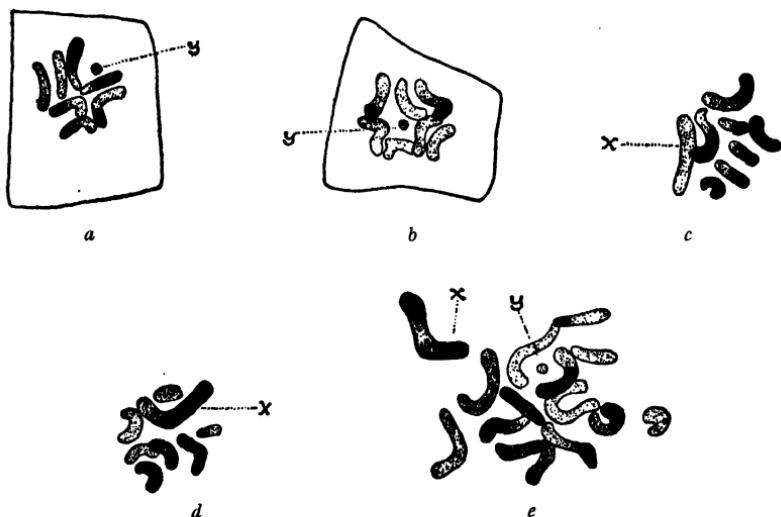


Abb. 28. Geschlechtschromosomen von *Sphaerocarpus terrestris*, a und b ♂, c und d ♀,
e Sporogonelle. — Nach LORBEER.

physen, auf die Zwergmännchen u. a. hingewiesen werden. Eingehende Studien über Geschlechtsdimorphismus an den Thallis von *Pellia* und *Sphaerocarpus* verdanken wir LORBEER. Die Thalli verhalten sich in ihrer Widerstandsfähigkeit gegenüber ungünstigen Bedingungen, in ihrer Regenerationsfähigkeit, Größenverhältnissen je nach dem Geschlechte verschieden.

Auf Fälle geschlechtsgekoppelter Vererbung bei *Sphaerocarpus* wurde schon früher hingewiesen.

Interessante Studien über den Feinbau der Chromosomen im Zusammenhang mit der Vererbung des Geschlechtes hat in letzter Zeit HEITZ veröffentlicht. Ähnlich wie bei vielen Tieren und höheren

Pflanzen zeigen die Geschlechtschromosomen auch bei den Moosen nicht nur in der Grösse Verschiedenheiten, sondern sie sind häufig auch im mikroskopischen Bilde stark hervortretend durch eine besondere Färbbarkeit, eine Erscheinung, die als Heteropyknose bezeichnet wird. Bei den diözischen *Pellia*-Arten findet HEITZ dieses Verhalten an den auch morphologisch gut ausgeprägten Geschlechts-

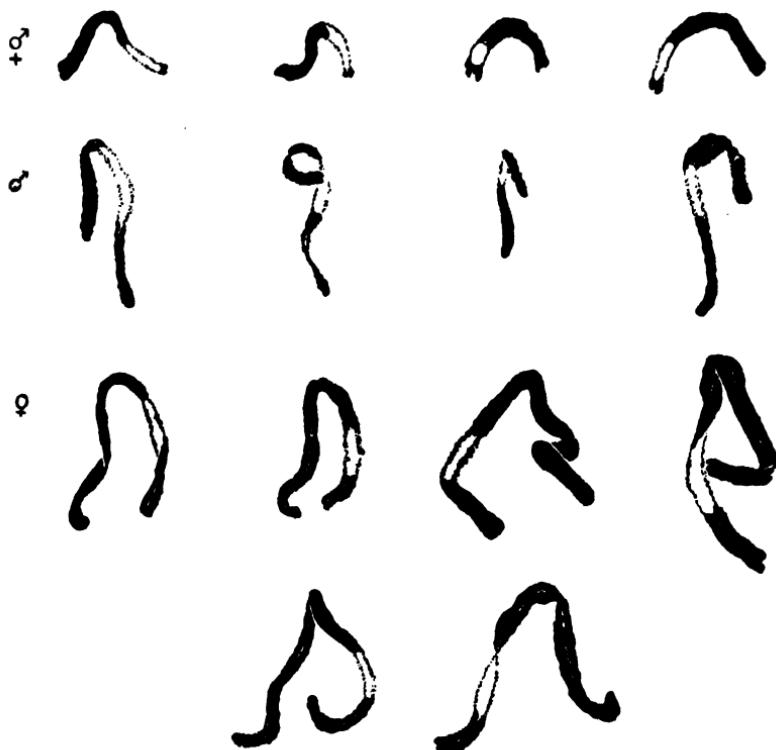


Abb. 29. x-Chromosome der ♀, y-Chromosomen der ♂ von *Pellia Neesiana*, die homologen Chromosomen von *Pellia epiphylla* ♂. Alle teilweise heteropyknotisch. — Nach HEITZ.

chromosomen besonders deutlich (Abb. 29). Ähnlich charakterisiert ist aber auch ein Chromosom an der gemischgeschlechtlichen *Pellia epiphylla*, woraus HEITZ schliesst, dass in diesen Chromosomen auch bei dieser Art die geschlechtsbestimmenden Anlagen lokalisiert sind. An einzelnen Teilen der andern Chromosomen bei getrennt- und gemischgeschlechtlichen *Pellia*-Arten finden sich kleine hetero-

pyknotische Stellen, woraus geschlossen werden könnte, dass auch diese Stellen mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang stehen. Auch bei vielen andern Laub- und Lebermoosen wurden ähnliche Beobachtungen gemacht.

§ 5. Schluss. Trotzdem ja noch nicht viele Arbeiten sich mit den Vererbungsvorgängen bei Moosen beschäftigt haben, ist doch schon ein ganz reichliches Material vorhanden. Die bisher gefundenen Ergebnisse zeigen deutlich, dass die Moose sich in ihrem genetischen Verhalten durchaus unseren allgemeinen Vorstellungen einfügen. In drei Punkten sind Versuche mit Moosen durch besonders günstige Eigenschaften dieser Objekte dazu geeignet, unsere Kenntnisse ganz allgemein wesentlich zu fördern. Zunächst können die Verhältnisse des antithetischen Generationswechsels dazu ausgenutzt werden, um die vererbungstheoretisch wichtigen Haplonten genauer zu analysieren. Dann hat sich gezeigt, dass gerade durch die Untersuchungsmöglichkeit der Haplonten Art- und Gattungsbastardierungen vorgenommen werden können, die uns Aufschlüsse über das genetische Verhalten des Protoplasmas gegeben haben, wie sie an anderen Objekten nicht so leicht möglich waren. Schliesslich ist kaum ein Gebiet für Untersuchungen über Fragen der Heteroploidie günstiger als das gerade hier Dargestellte. Wenn die zytologischen Grundlagen leichter zu klären wären, dann könnte man die Moose als das Dorado der Genetiker bezeichnen, besonders da auch entwicklungsphysiologische Studien hier methodisch leicht sind. Nachdem dem Zusammenarbeiten von Entwicklungsphysiologie und Vererbung wohl mehr denn je die Zukunft unseres genetischen Arbeitens gehört, werden die Moose als Objekte die besonderen Lieblingskinder mancher Genetiker bleiben.

CHAPTER X
GEOGRAPHIE
von
TH. HERZOG (Jena)

§ 1. **Geschichtliches.** Literatur: 1. C. MÜLLER HAL. Genera Muscorum Frondosorum . . . Leipzig, 1901; 2. C. MÜLLER FRIB. Die geographische und ökologische Verbreitung der europäischen Lebermoose, in „Rabenhorsts Kryptogamenflora Bd. VI, 1916; 3. H. CHRIST. Die Geographie der Farne, Jena, 1910; 4. TH. HERZOG. Theorie und Tatsachen der Moosverbreitung . . . in Goebel-Festschrift, Flora, 1925; 5. — DERS. —Die Moose Südbrasiliens als pflanzengeographische Zeugen. Festschrift Carl Schröter in Veröff. d. Geobotan. Inst. Rübel in Zürich, 3. Heft, 1925; 6. —DERS. —Geographie der Moose, Jena, 1926; 7. E. IRMSCHER. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente, II. Teil. Mitt. aus d. Inst. f. Allg. Bot. in Hamburg, 8. Bd., 1929; 8. A. WEGENER. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Braunschweig, 1920.

Die Bedeutung der Moose als pflanzengeographischer Zeugen ist bislang nicht nur beträchtlich unterschätzt, sondern auch von vielen Autoren sogar vollständig geleugnet worden. Wegen der Kleinheit und des geringen Gewichts ihrer hauptsächlichsten Verbreitungsorgane, der Sporen, sollten sie — so war man überzeugt — durch den Wind unbegrenzt verbreitet werden und man glaubte daher, sie müssten, da ihnen ja theoretisch keine Ausbreitungsgrenze gesetzt ist, auch in Wirklichkeit befähigt sein, wo nur die klimatischen und edaphischen Standortsbedingungen erfüllt wären, überall gänzlich regellos aufzutreten. Stimmte diese Ansicht, so waren sie natürlich als Belege pflanzengeographischer Gesetzmäßigkeiten unverwendbar und wertlos.

Man hätte denken sollen, dass die Richtigkeit einer solchen rein theoretischen Vorstellung an Hand der Verbreitungstatsachen leicht nachprüfbar gewesen wäre und dass man sich daher der Mühe dieser

Nachprüfung unterzogen hätte. Das ist jedoch sehr lange unterblieben, obwohl manche Bryologen bei der Behandlung kleinerer Gebiete auf Gesetzmäßigkeiten in der Arealgestaltung vieler Arten hingewiesen hatten. Besonders klar war dies in der Darstellung C. MÜLLERS (2) hervorgetreten, die sich zwar auf europäische Arten beschränkte, hier aber schon zahlreiche „geographische Elemente“

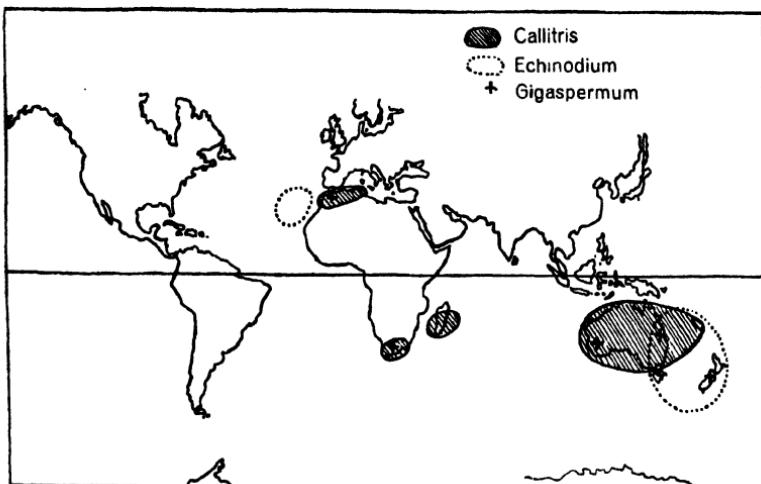


Fig. 1. Parallelismus in der Verbreitung von Disjunktgattungen bei Moosen und Gefäßpflanzen.¹⁾

herausarbeiten konnte. Auch CHRIST der sich ganz von theoretischen Spekulationen freihält und nur von den Verbreitungstat-sachen ausging, gelangte in seiner „Geographie der Farne“ (3), zu dem Ergebnis, dass die Farne, obwohl Sporenpflanzen — also scheinbar unbegrenzt verbreitbar — trotzdem gesetzmäßige, meist sehr scharf umschriebene Areale aufweisen, an engen und engst beschränkten Endemien reich sind und alle jene Züge erkennen lassen, die bisher nur für die höheren Pflanzen gültig erschienen. Von da an waren die Farne als gleichberechtigt in die Reihe der pflanzengeographisch bedeutsamen Elementen aufgenommen. Viel länger dauerte es bei den Moosen und noch heute ist ihre phytogeographische Bedeutung nicht allseitig erkannt, obwohl schon vor Jahren (2), (4), (5), (6) der

¹⁾ Sämtliche Verbreitungskärtchen nach HERZOG, Geographie der Moose (JENA 1926).

bündige Beweis geliefert worden ist, dass auch sie den allgemeinen Gesetzen der Pflanzenverbreitung unterworfen sind, dass ihre Ausbreitung nicht sprungweise und über beliebige Entfernungen, sondern schrittweise stattfindet, und schliesslich, dass bei Berücksichtigung der nunmehr genügend bekannten Areale der meisten Gattungen und Arten genau die gleichen geographischen Elemente und dieselben Florengebiete höheren und niedrigeren Ranges wie bei den Samenpflanzen festzustellen sind. — Da aber, wie IRMSCHER (7) in seiner letzten Arbeit bedauert, auch heute noch vielfach alle diese überzeugenden Beweise unbeachtet geblieben sind, so mag hier auf meine damaligen Ausführungen (4), (5), (6), die sich in dem vorliegenden Rahmen nicht wiederholen lassen, nochmals ausdrücklich hingewiesen werden. IRMSCHER hat diese Tatsachen unter dem Gesichtswinkel der WEGENER'schen Theorie (8) ausgewertet und ausführlich dargestellt. Auf seine wichtige Arbeit (7) mache ich hier besonders aufmerksam. Aus ihr gehen auch für den bisherigen Zweifler Gesetzmässigkeiten von so hoher Schlüssigkeit hervor, dass wir vollauf berechtigt sind, die heutige Verbreitung der Moose nicht als ein Zufallsprodukt zu betrachten.

§ 2. Allgemeine Verbreitung. Literatur: 1. M. FLEISCHER. Die Musci der Flora von Buitenzorg I, Leiden, 1901 — 02; 2. J. PODPĚRA. Ad. bryophytorum cisuralensium cognitionem additamentum, Publ. Fac. Sc. de l'Univ. Masaryk 1921; 3. H. GAMS. Schisma Sendtneri . . . und das Racomitrietum lanuginosi als ozeanische Elemente in den Nordalpen, Revue Bryol. 1930; 4. A. HESSELBO. The Bryophyta of Iceland. in The Botany of Iceland, Vol. I, part II, 1918.

Dem engen Rahmen dieses Kapitels würde es natürlich nicht entsprechen, nochmals auf alle Beweise und Einzeltatsachen der Verbreitung einzugehen. Die ausführliche Darstellung findet man in den oben erwähnten Schriften, besonders 2) und 6) in § 1. Die folgenden Seiten können also nur einen ganz kurzen Ueberblick, eine Art gedrängter Statistik über die wichtigsten Tatsachen, bieten, wobei ich der Reihe nach eine Charakteristik der einzelnen Florengebiete geben will. Zuvor jedoch noch ein paar allgemeine Bemerkungen über „Areale“ und ihre Definition!

Die Arealgestaltung kann zusammenhängend, geschlossen (kontinuierlich) oder zerstückelt (diskontinuierlich oder disjunkt) sein,

die Areale können gross oder klein sein. Im ersten Fall kann ihr Umfang dem eines ganzen oder sogar mehrerer Florenreiche gleichkommen, im letzteren ist das Vorkommen auf einen engsten Raum beschränkt. Die Extreme der Verbreitungstypen werden als „Kosmopolitismus“ und „Endemismus“, die Elemente selbst dann als „Kosmopoliten“ und „Endemen“ bezeichnet. An geographischen Elementen können wir also unterscheiden: 1. Kosmopoliten, 2. Bipolare, 3. Pantropische, 4. Monozonale, 5. Endemen oder Endemiten, 6. Disjunkte, 7. Disperse.

Für die verschiedenen Typen solcher Arealgestaltung mögen die folgenden willkürlich herausgegriffenen Fälle als Beispiele dienen.

Als Kosmopoliten wird man jene Elemente bezeichnen können, die in allen grösseren Florengebieten auftreten, also eine weltweite Verbreitung besitzen, ohne deswegen strenggenommen ein kontinuierliches Areal zu füllen. Dazu sind die klimatischen Verhältnisse zu verschieden und man darf selbst sehr wenig empfindliche Typen doch nicht überall und unter allen Lebensbedingungen erwarten. Die eigentlichen Kosmopoliten sind die „Unkraut“-Moose, die tatsächlich überall, wo offene Plätze rasche Neuansiedlung erlauben, alsbald sich einstellen, an erster Stelle wohl *Bryum argenteum*, *Marchantia polymorpha* u. a. Dazu gesellt sich noch *Funaria hygrometrica*, die allerdings in den Tropen durch die etwas abweichende Kleinart *F. calvescens* repräsentiert wird, und *Ceratodon purpureus*, der wie *F. hygrometrica* mehr den gemässigten und kühlen Strichen beider Hemisphären angehört, während innerhalb der Wendekreise mit gleichen Standorteigenschaften *C. stenocarpus* vikariert, (1). Sie sind zugleich meist auch nitrophil und, da diese Substratbeschaffenheit wohl für ihr Vorkommen ausschlaggebend ist, so können sie praktisch überall auftreten.

Schon *Hypnum cupressiforme*, das zwar nicht nur in der Holarktis, sondern ebenso in Südamerika, Südafrika und Australien—Neuseeland gefunden ist, also für kosmopolitisch gelten könnte, ist in seiner Verbreitung durchaus nicht so gleichmässig. Gehört es in den Wäldern Europas, aber auch grosser Teile Nordamerikas und Sibiriens—Ostasiens zu den Massenvegetation bildenden Formen, so fehlt es doch dem Tropengürtel mit Ausnahme einiger Gebirge vollständig und ist selbst in seinem holarktischen Bereich nicht absolut kontinuierlich. So berichtet PODPĚRA 2), dass es in manchen

Teilen des cisuralischen Gebietes vollkommen fehle. Auch in der Arktis ist es durchaus nicht tonangebend, sondern gehört zu den seltenen Arten. Seine beherrschende Rolle in der Bodenschicht unsrer Wälder verdankt es wohl hauptsächlich der monotonisierenden Wirkung unsrer Forstwirtschaft, die ganz gleichartige Bodentypen schafft und damit ganz bestimmten Moosen, z. B. im Nadel-, bes. Fichtenwald, *Hypnum cupressiforme* die günstigsten Wuchs- und Ausbreitungsbedingungen darbietet. Dass also *Hypnum cupressiforme* bei uns ein gemeines Massenmoos ist, dürfte nur dem auslesenden Einfluss der forstlichen Anbaumethoden zuzuschreiben sein. In ursprünglichen Wäldern ist die Konkurrenz der andern Waldmoose viel stärker, wodurch *H. cupressiforme* mehr auf bestimmte Standorte verwiesen wird und im Mischbestand lediglich als gewöhnlicher, aber nicht beherrschender Bestandteil zu werten ist.

Nicht „Unkrautmoos“, aber doch weltweit verbreitet ist auch *Hedwigia albicans*. Da ihr höhere Temperaturen und grosse Feuchtigkeit nicht behagen und da sie außerdem kalkflihend ist, so fehlt sie weiten Gebieten, wird aber nicht nur an entsprechenden Standorten der Holarktis (unter Ausschluss der rein arktischen Gebiete), sondern auch in den Gebirgen Südamerikas, Afrikas, Ostasiens und Australiens Neuseelands gefunden. Noch lückiger, wenn auch trotzdem kosmopolitisch, ist das Areal von *Hedwigidium imberbe*; man könnte es beinahe zu den dispersen rechnen. Vielleicht am besten passt die Bezeichnung „Kosmopolit“ auf *Mnium rostratum*, das — ohne „Unkrautmoos“ zu sein —, nicht nur den Waldgebieten der Holarktis als gewöhnliches Massenelement angehört, sondern auch in den Tropen der alten und der neuen Welt in zahlreichen Formen eine weite Verbreitung besitzt, ja sogar in der Südhemisphäre sowohl von Ostaustralien und Neuseeland, wie auch aus den verschiedensten Teilen Südamerikas bekannt ist. Ein ganz ausgesprochener Kosmopolit ist ferner *Racomitrium hypnoides*, das allerdings ganz bestimmte Anforderungen an das Klima stellt. Nach GAMS 3) ist dieses Moos ozeanisch organisiert, zugleich mikro- und mesotherm. Dementsprechend zeigt es mit abnehmender Breite als ausschliessliches Gebirgsmoos eine untere Grenze der Verbreitung (z. B. in Java nur um die Vulkangipfel), in höheren Breiten dagegen finden wir es schon von Meereshöhe an und in mittleren Breiten geht es von der unteren Bergregion bis auf die höchsten Gipfel (3), (4). In ozeanischen

Lagen höherer Breiten ist es ein grundlegender Bestandteil der Moostundra, z. B. in Island (4), die es oft auf grosse Entfernungen hin in fast reinen Beständen aufbaut. Es liebt im Uebrigen Block- und Schutthänge, die es in lockerer Auflage bedeckt (3), und tritt so in gleicher Weise in vielen Gebirgen der Holarktis, wie auch besonders auf den Lavageröllen der chilenischen Anden auf. Es hat seiner geographischen Zersplitterung entsprechend zur Aufstellung zahlreicher Kleinarten Anlass gegeben.

Bemerkenswert ist auch die weite Verbreitung der meisten *Polytrichum*-arten, was sich mit ihrem vermutlich hohen Alter gut decken würde. *Polytrichum commune* und *P. juniperinum* namentlich haben zahlreiche geographische Rassen ausgebildet, die früher grösstenteils als besondere Arten geführt wurden, da ihre Repräsentanten von C. MÜLLER fast in jeder „Moosprovinz“ (die sich gleichzeitig mit politischen (!) Einheiten deckten) als eigene Arten beschrieben waren. Die kritische Bearbeitung dieses umfangreichen Materials, aus dem wohl interessante Schlüsse auf die Umbildungsweise weitverbreiteter Arten unter dem Einfluss geographischer Zerstreuung und Isolierung gezogen werden könnten, steht noch aus.

Im Gegensatz zu den soeben behandelten Arten stehen als „Unkrautmoose“ noch *Tortula muralis* und *Grimmia apocarpa*. Auch von *Leptobryum pyriforme* und *Lunularia* ist weltweite Verbreitung bekannt, doch dürften die beiden letzteren wohl allgemein vom Menschen verschleppt sein. Mit diesen Hinweisen mögen die kosmopolitischen Moose genügend gekennzeichnet sein.

Als bipolare Elemente sind zu bezeichnen z. B. *Drepanocladus uncinatus* und die Gattung *Psilotum*, die in höheren Breiten sowohl der Nord- wie der Südalatkugel vorkommen.

Ein immer noch sehr weites, aber doch auf einen einzigen Gürtel beschränktes Areal (monozonal) besitzen andre Arten. So z. B. gehört *Dicranum scoparium*, *Mnium cuspidatum* und *M. punctatum* wohl dem ganzen holarktischen Florenreich (allerdings teilweise unter Vermeidung der Arktis selbst) an, ohne aber die Wendekreise zu überschreiten. Sie fehlen also nicht nur den Tropen, sondern auch den südlichen gemässigten Breiten. Als südhemisphärisch sind zu bezeichnen: *Lepicolea ochroleuca*, *Jamesoniella colorata*, und *Rhacocarpus Humboldtii* (allerdings reichen die letzteren längs der Anden bis weit nach Mittelamerika hinein).

Als pantropisch sind anzusehen: *Rhizogonium spiniforme*, *Octoblepharum albidum*, *Bryum coronatum*, *Frullania nodulosa* (F. replicata). Keinesfalls sind diese Elemente häufig in Artprägung, wogegen die Zahl der so verteilten Gattungen sehr gross ist. So gehören z. B. zu den pantropischen die meisten *Meteoriaceen*, manche *Hookeriaceen*, wie *Callicostella*, dann *Ectropothecium*, *Taxithelium*, *Acroporium* und die meisten *Lejeuneaceen*-Genera.

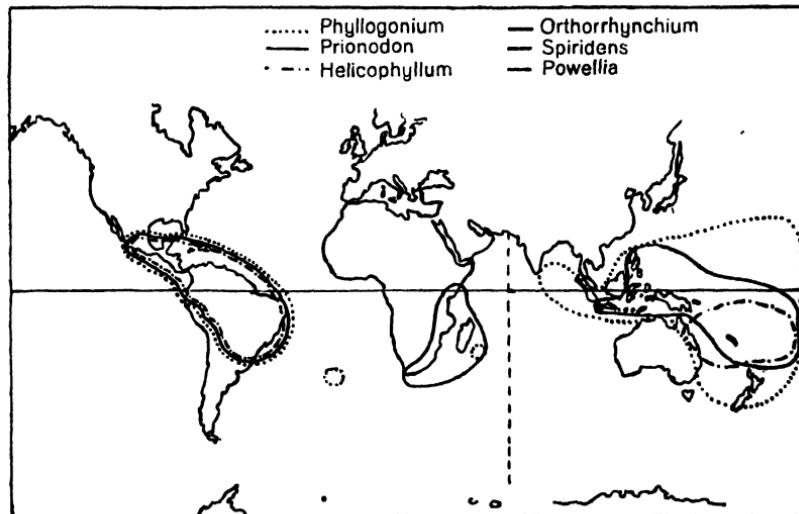


Fig. 2. Verbreitungskarte vikarierender Gattungen, einerseits Amerika-Afrika, anderseits Indomalaya-Australien.

Weitaus überwiegend sind die Arten, die einem engeren Bereich, höchstens einem Florenreich, angehören. Sie sind die Regel und führen daher, wenn wir floristische Verzeichnisse anfertigen, notwendig zur Aufstellung von natürlichen Florenarealen, die sich — wie schon bemerkt — überraschenderweise mit jenen Florenräumen decken, die wir aus den Verbreitungstatsachen der höheren Pflanzen abgeleitet hatten. Diese Uebereinstimmung ist uns der beste Beweis dafür, dass Samen- und Sporenpflanzen in ihrer Verbreitung den gleichen Gesetzmässigkeiten unterliegen.

Von Endemiten kann man nur dann sprechen, wenn eine Art oder Gattung nur in einem engen, geographisch scharf begrenzten Erdraum vorkommt. In den extremen Fällen kann ein einzelnes Gebirge, eine Insel oder ein sonst isolierter Lebensraum

ausschliesslich ihre Heimat sein, dann spricht man von Stenendemismus. Die Zahl der Endemen ist bei den Moosen zwar nicht so bedeutend, wie bei den Samenpflanzen, aber doch noch recht gross und wiederum zeigen sich die Uebereinstimmungen zwischen höheren Pflanzen und Moosen darin, dass in den gleichen Gebieten, die sich durch einen hohen Endemensatz von Samenpflanzen auszeichnen, auch die Moosendemen besonders zahlreich sind, z. B. Japan, Neu-Guinea, Anden. Die konservierende und isolierende Wirkung eines bestimmten Lebensraumes erweist sich also bei den Moosen trotz ihrer Sporen, die sie doch nach den bisherigen Vorstellungen räumlich unabhängig machen sollten, in gleicher Weise wirksam.

Man darf aber nicht vergessen, dass die Zahl der Endemen oft nur oder doch vorwiegend einen Ausdruck für den Grad der Erforschtheit einer Gegend gibt. So hielt man z. B. *Ephemeroptesis*, *Metzgeriopsis* und viele andere Kostbarkeiten für Endemismen Javas, die sich dann aber bei zunehmender Erschliessung der umliegenden Inselwelt als weiter verbreitet erwiesen. Trotzdem lässt sich bei der Bearbeitung jeder beliebigen geographisch umgrenzten Sammlung die hohe Eigenart jedes engeren Gebietes deutlich erkennen, so dass also die angeführten Bedenken für die Tatsache der Endemenbildung an sich keine aufhebende, sondern nur einschränkende Bedeutung haben.

Als *disjunkte* Elemente sind jene anzusprechen, die in 2 oder 3 weiter von einander entfernten Arealen als anscheinend gleichwertige geographische Elemente auftreten. Z. B. *Bryoxiphium* (Japan-Nordamerika-Skandinavien), *Eustichia* (Südamerika-Afrika), *Dendroligotrichum* (Tasmanien, Neuseeland-Feuerland, Patagonien), *Aloinella* (N. Argentinien, Bolivia-Mexico), *Morinia*, *Pringlella* (Mexico-China), *Sorapilla* (Ecuador-Neu Guinea) etc., etc. Sie sind floengeschichtlich besonders bedeutsam und decken sich oft in wunderbarer Weise mit parallelen Verbreitungstatsachen in der höheren Pflanzenwelt. Ihre Entstehung kann meist nur als auf Arealzerreissung beruhend betrachtet werden.

Als *disperse* Elemente wären jene auszuscheiden, die keine bestimmten Arealumgrenzungen erkennen lassen, sondern da und dort, scheinbar regellos, über weite Räume zerstreut sind und für die die Art ihrer Arealbildung einstweilen noch eine Gesetzmässigkeit vermissen lässt. So z. B. *Tetraplodon bryoides* (Holarktis-Neuguinea, Zentralafrika), *Saelania glaucescens* (wärmere Teile der Holarktis-

Hawai-Neuseeland-Südafrika), *Bruchia* (Nord- und Südamerika-Europa-Südafrika-Ostaustralien) etc.

§ 3. Die Florengebiete. Literatur: 1. BROTHERUS, Musci. in „Die natürlichen Pflanzenfamilien“ von Engler & Prantl; 2) F. STEPHANI. Species Hepaticarum; 3) TH. HERZOG. Geographie der Moose, Jena, 1926; In diesen Werken ist die wichtigste Spezialliteratur angegeben. Ferner: 4) H. v. HANDEL-MAZZETTI. Ergebnisse einer botanischen Reise in das pontische Randgebirge im Sandschak Trapezunt. Musci und Hepaticae (V. SCHIFFNER). Ann. des k. k. Naturh. Hofmuseums, Wien, 1909. — 5) H. GAMS. Zur Geschichte einiger Wasser-moose. Verh. Intern. Ver. f. theor. und angew. Limnologie. Bd. III, 1927.6) — DERS. — Das ozeanische Element in der Flora der Alpen. III. Jahrb. des Ver. zum Schutz d. Alpenpflanzen, München, 1931.

1. Das Holarktische Florenreich. Es wird gekennzeichnet durch die Präponderanz gewisser Familien und Gattungen, die sowohl in den verschiedenen Abschnitten der Tropen, wie auch in den Teilstücken der Südhemisphäre fehlen oder sehr stark zurücktreten (meist hier nur in den Hochgebirgen repräsentiert), so z. B. *Dicranum*, *Bryum* (*Cladodium*), *Georgiaceae*, *Timmiaceae*, *Catoscopiaceae*, *Schistostegaceae*, *Diseliaceae*. Die verhältnismässig grosse Einförmigkeit auf weite Entfernungen hin ist zweifellos — neben dem Klima — bedingt durch den weiträumigen kontinentalen Zusammenhang in diesen geographischen Breiten. Eine grosse Kontinentalmasse unter ungefähr gleichen oder ähnlichen klimatischen Bedingungen steht hier der Zerteilung des tropischen und südhemisphärischen Gürtels gegenüber, so dass die Eigenart der Erdräume von Norden nach Süden ständig zunimmt. Dieser kaum unterbrochene Zusammenhang der Holarktis erweist sich nicht nur in dem Gleichklang der vorwiegenden Gattungen, man könnte sagen, dem übereinstimmenden floristischen Kolorit, sondern auch in vielen Einzelheiten. So kehren in den Florenlisten des westlichen und östlichen Nordamerika wie in Europa, Sibirien und dem kühl-gemässigten Ostasien eine Unmenge Typen wieder, als deren leucht-kräftigste Vertreter ich nenne: *Dicranum scoparium* und *undulatum*, *Dicranella cerviculata* und *secunda*, *Ditrichum pallidum* und *flexicaule*, *Barbula unguiculata*, *Encalypta ciliata*, *Racomitrium fasciculare*, *Rh. canescens*, *Georgia pellucida*, *Webera nutans* und *elongata*, *Bryum*

ventricosum, pallescens und *pallens*, *Mnium cuspidatum* und *punctatum*, *Philonotis fontana*, *Amblyodon*, *Timmia*, *Catoscopium*, *Georgia*, *Plagiopus Oederi*, *Bartramia ithyphylla*, *Fontinalis antipyretica*, *Leskeella nervosa*, *Abietinella abietina*, *Drepanocladus exannulatus*, *Brachythecium reflexum*, *velutinum* und *populeum*, *Platyhypnidium rusciforme*, *Ptilium crista castrensis*, *Pleurozium Schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Rhytidiodelphus squarrosus* und *triqueter*, *Scapania undulata*, *Lophozia*, *Pellia* etc. Man kann kurz dieses zirkumboreale Gebiet als den Bereich der *Dicranum*, *Grimmia*, *Racomitrium*, *Mnium*, *Georgia*, *Hypnum*, *Drepanocladus*, *Hylocomium*, *Rhytidiodelphus*, *Scapanien*, *Cephalozien* und *Lophozien* bezeichnen.

Trotz alldem besitzen die Einzelabschnitte, die ich seinerzeit als „Provinzen“ (3) ausgeschieden habe, genug eigentümliche Noten, so dass sie sich mit gutem Recht den entsprechenden Florenprovinzen der höheren Pflanzenwelt zur Seite stellen lassen.

So lässt sich beispielsweise in der europäischen Provinz des eurasisch-silvestren Vegetationsreichs mit gleicher Sicherheit und fast identischer Begrenzung ein atlantischer, ein skandinavischer und ein baltischer Bezirk unterscheiden.

Der erstere ist gekennzeichnet durch die sog. atlantischen Arten mit stark palaeotropischem Einschlag, der durch Gattungen, wie *Campylopus*, *Fissidens*, *Bartramidula*, *Breutelia*, *Ptychomitrium*, *Leptodontium*, *Hookeria*, *Daltonia*, *Cyclodictyon*, *Myurium*, *Mastigophora*, *Marchesinia*, *Pleurozia*, *Harpalejeunea*, *Physocolea*, *Colura* und *Dumontiera* energisch unterstrichen wird. Viele Moose decken sich in ihrer Verbreitung mit dem euryatlantischen Areal der Buche und erreichen wie diese in der Kolchis einen durch aride Zwischengebiete abgespaltenen östlichen Außenposten, (4).

Der skandinavische Bezirk erweist sich in seiner Moosflora gerade sowie in der höheren Pflanzenwelt im norwegischen Küstengebiet atlantisch (ozeanisch) beeinflusst. (s. *Pleurozia*, *Hyocomium*, *Campylopus atrovirens*, *Oedipodium*, *Breutelia*). Sein „Substrat“ aber kann als subarktisch charakterisiert werden, betont durch Typen wie *Catoscopium*, *Paludella*, *Cinclidium*, *Meesea*, *Splachnum luteum*, *rubrum* und *vasculosum*, *Helodium*, *Dichelyma*, *Drepanium recurvatum*, *Dicranum fragilitolium* etc. Es wird verstärkt durch etliche Endemiten der gleichen floristischen Prägung, wie *Dicranum elatum*, *Brachythecium Ryani*, *Gymnomitrium cochleare*,

Scapania hyperborea etc. Seine Gebirge enthalten weit mehr arktische Elemente als z. B. die Alpen.

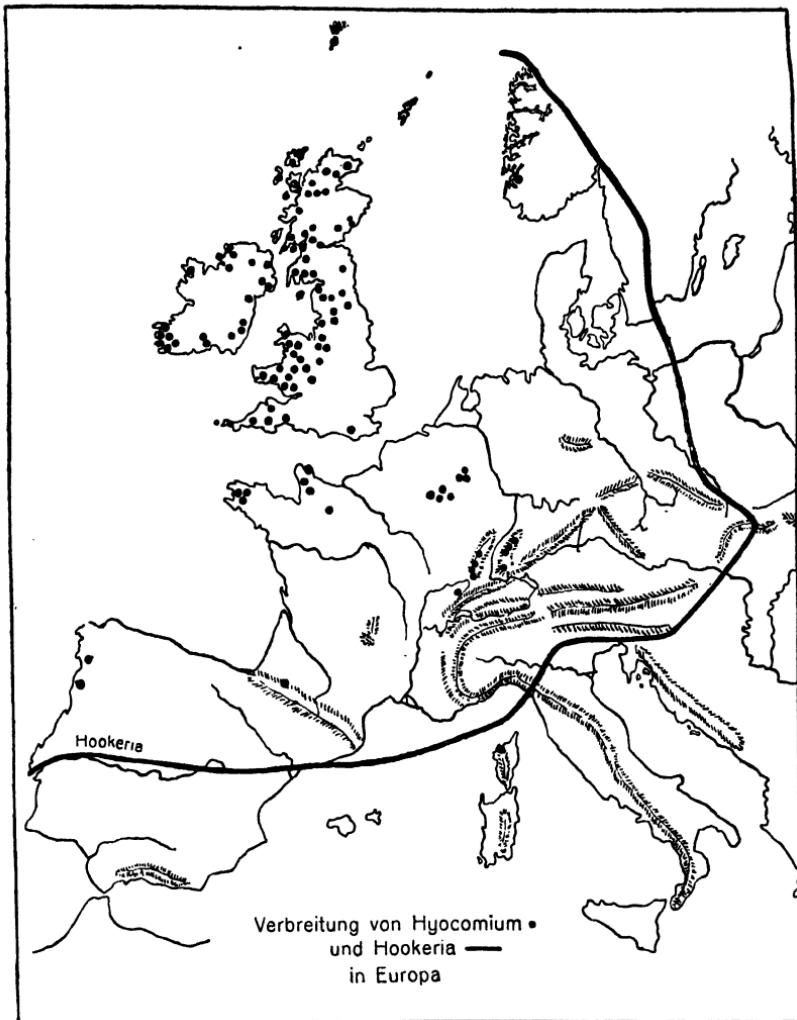


Fig. 3.

Diesem Bezirk lässt sich Sibirien trotz etlicher Endemismen doch floristisch gut angliedern.

Der baltische Bezirk ist genau wie bei den Blütenpflanzen durch den reinsten Typus der eurasisch-silvestren Flora (die wenigsten fremden Beimischungen!) gekennzeichnet.

Vergleichen wir ferner die Verbreitung arktischer, arktisch-alpiner und mediterraner Elemente in Mitteleuropa, so erhalten wir fast überall identische Arealbilder mit solchen aus der höheren Pflanzenwelt, wiederum ein schlagender Beweis dafür, dass die Gesetzmässigkeit der Verbreitung für Samen- und Sporenpflanzen die gleichen sein müssen.

Dass auch die Einwanderungs- und Rückwanderungswege für die Moose ungefähr dieselben waren, wie für die Gefässpflanzen, und dass sie wahrscheinlich gleichzeitig, also im gleichen Tempo gewandert sind, scheint aus einer Studie von GAMS (5) über Wassermoose hervorzugehen. Der Endemismus der Alpen ist dagegen weniger stark ausgeprägt. Gattungsendemit ist nur *Trochobryum*. Für Einzelheiten muss ich immer wieder auf meine „Geographie der Moose“ hinweisen (3).

Die östlichste Florenprovinz Eurasiens mit ihrem Schwerpunkt im Amur- und Ussurigebiet erhält trotz weitestgehender Ähnlichkeit mit den westlichen und mittleren Provinzen doch durch einige Eigentypen, wie *Pleuroziopsis*, *Trachycystis* und *Bartramiopsis* (nach NW Amerika weisend) eine besondere Note, die durch zahlreiche Einstrahlungen aus dem südlichen Nachbargebiet, dem Ostasiatischen Vegetationsreich, ihre ganz bestimmte Färbung erhält ich erwähne nur *Brothera*, *Myuroclada* und *Gollania*. Auch die Nähe Japans ist schon deutlich zu spüren.

Das Ostasiatische Vegetationsreich ist wohl zweifellos das reichste der gesamten Holarktis. In ihm haben wir vielleicht die Heimat für das Gros der eurasiatisch verbreiteten Waldmose zu suchen. Die Häufung von Arten in einer grossen Zahl von Gattungen, die mit der Entfernung von diesem Herd schöpferischer Gebirgsländer immer mehr verarmen, weist darauf hin, was wiederum eine ausgezeichnete Parallele zu dem Verhalten der angiospermen Pflanzenwelt bilden würde (vergl. *Primula*, *Paris*, etc!). Hier hätten wir wohl das Zentrum für Gattungen wie *Dicranodontium*, *Erythrophyllum*, *Mnium*, *Leucodon*, *Anomodon*, *Brotherella*, *Entodon*, *Frullania* (*Trachycolea*) und *Madotheca* anzunehmen. Die holarktischen Hylocomien dürften in *Leptohymenium*—*Leptocladia* die gleiche Wurzel wie die tropischen *Macrothamnien* besitzen und *Brotherella* bildet vielleicht das Verbindungsglied zwischen *Hypnaceae* (vorwiegend holarktisch) und *Sematophyllaceae* (vorwiegend tropisch).

Dazu kommt eine ansehnliche Quote von Mono- und Oligotypen, die sich durch ihre grossdisjunkte Verbreitung auszeichnen und teilweise altertümliche Züge tragen: *Lyellia* (verw. mit *Alophosia*), *Gollania*, *Leptopterygynandrum*, *Morinia*. Die Beziehungen des Festlandes zu Japan sind überaus innig und dieses Inselreich dem benachbarten Ostasien floristisch engstens verbunden. Als floristisch-genetische Bestandteile der ostasiatischen Mooswelt sind zu unterscheiden 1) das ostasiatische Gebirgswaldelement, mit nicht weniger als 20 engendemischen, meist monotypischen Gattungen, 2) das Disjunktelement, das 2 höchst merkwürdige, heute noch völlig ungeklärte Artübereinstimmungen mit Mittelamerika aufweist und ebenso seltsame Gattungsverknüpfungen zwischen chinesischen Gebirgen und Anden enthält, wie *Astomopsis*, *Tristichium*, *Morinia* und *Leptopterygynandrum*, 3) das boreale Element, 4) das mediterrane Steppenelement, durch zahlreiche *Trichostomaceae*-*Pottiaceae* vertreten, 5) das sehr reich repräsentierte palaeotropische Element. Die Grenze gegen die Palaeotropis ist also gerade so wie im Bereich der Angiospermenflora recht unscharf.

Japan's floristischer Reichtum und endemenbildende Kraft ist in der Mooswelt so gut wie bei den höheren Pflanzen belegt. Der Gattungsendemismus wird beleuchtet durch *Dolichomitria*, *Bissetia*, *Orthomniopsis*, *Myabea*, *Cavicularia*, *Trichocoleopsis* und manches andere. Die starke tropische Einstrahlung findet ihren Ausdruck namentlich in zahlreichen Lebermoosen: *Schistochila*, *Schiffneria*, einer Menge *Frullanien* und *Lejeuneen*, aber auch Laubmoosen, wie *Hypopterygium*, *Cyathophorella*, *Calyptothecium*, *Homaliodendron*, *Meteoriump* etc. etc.

Das nordamerikanische Waldgebiet lässt deutlich, wie in der höheren Pflanzenwelt, einen westlichen und einen östlichen Abschnitt erkennen. Während der Grundcharakter der Moosflora durchaus holarktisch gefärbt ist, mit weitaus überwiegenden identischen Elementen für Nordamerika-Eurasien, so sind doch genug Sonderzüge entwickelt, die die Abtrennung der Neuen von der Alten Welt betonen. Diese Eigenart tritt einmal hervor — negativ — durch das Fehlen zahlreicher in Europa z. B. weit verbreiteter, auch physiognomisch wichtiger Formationselemente (*Neckera crispa*, *Homalia trichomanoides*, *Mnium undulatum*, *Madotheca levigata*, *Frullania dilatata* etc), dann aber auch durch

viele spezifisch nordamerikanische Typen, die teilweise zwar nach ihrer systematischen Stellung als vikariierend für eurasische Typen zu betrachten sind (z. B. *Pogonatum brevicaule* für das eurasische *P. aloides*). Wenn ferner in vielen Einzeltatsachen die sich benachbarten Teile (Ostasien und Nordwestamerika — Europa, Östliches Nordamerika) floristische Beziehungen aufweisen (z. B. *Pleuroziopsis*, *Bartramia* und *Scouleria*), so fehlt es auch nicht an jener merkwürdigen Verkehrung, wie sie schon bei den Angiospermen bekannt ist, nämlich engere Verwandtschaft des westlichen Nordamerika mit Europa und umgekehrt des östlichen N. Amerika mit Ostasien (für erstere als Beleg *Dichodontium pellucidum*, *Blindia acuta*, *Isothecium myosuroides* und *Plagiothecium undulatum*, für letztere *Rauia*, *Drummondia*, *Brothera*, *Aulacomnium heterostichum* etc.) An Endemen ist Nordamerika nicht sehr reich; bezeichnenderweise beschränken sie sich jeweils auf einen einzigen Abschnitt des Kontinents: *Roellia*, *Leucolepis*, *Pseudobraunia*, *Alisia*, *Dendroalsia*, *Bestia*, *Rhytidioptis* und *Trachybryum* auf den Westen, *Aphanorhegma*, *Thelia*, *Homalotheciella* und *Brachelyma* auf den Osten. — Die arktisch-alpinen Typen verhalten sich ganz ähnlich wie in Eurasien. An tropischen Einstrahlungen erweist sich Nordamerika auf gleicher Breite reicher als Europa (gerade wie in der höheren Pflanzenwelt), bei den Moosen sind sie belegt durch zahlreiche *Lejeuneen*, *Sematophyllum*, *Forsstroemia*, *Schlotheimia* etc., wieder ein Beweis, dass die Verbreitung der Moose den gleichen Gesetzmässigkeiten wie die höhere Pflanzenwelt gehorcht. Denn bei unbegrenzter Ausbreitungsfähigkeit der Sporen durch den Windtransport könnte der Richtungssinn der Gebirgsketten nicht die gleichen Ergebnisse wie bei den Samenpflanzen liefern, wo bekanntlich in Nordamerika durch die NS. Richtung der Gebirge eine Rückwanderung aus den eiszeitlichen Refugien erleichtert war. — Schliesslich wären als Vertreter einer Gruppe von Arten, die namentlich die Oststaaten durch ihre Häufigkeit auszeichnen, zu nennen: *Hypnum curvifolium*, *Entodon seductrix*, *Brachythecium acuminatum*, *Climacium americanum*, *Leucodon julaceus*, *Anomodon minor*, *Frullania eboracensis* etc.

Als verarmtes Kampfgebiet schliesst sich den nördlichen Kontinentmassen polwärts die in kleinere Abschnitte, teils inselartig, zerlegte Arktis an. Die relative Menge der Moose ist hier besonders, gross, Moos- und Flechtentundren weit verbreitet. Ihr

Florencharakter schliesst sich, nach den Gattungen betrachtet, engstens an die nördlichsten Bezirke Sibiriens, Skandinaviens und Kanadas an. Vorherrschend sind jene Elemente, die wir als arktisch-alpin bezeichnen und die ihren Doppelcharakter der engen Zusammendrängung ihres Entwicklungsräumes während der diluvialen Eiszeit verdanken. Es gibt aber auch eine Anzahl echt arktischer Endemismen, von denen höchstens in Skandinavien oder an der baltischen Ostseeküste Vorposten zu finden sind. Ich nenne von ihnen *Haplodon Wormskjoldii*, *Seligeria polaris*, *Hygrohypnum badium* und *Erythrophyllum rotundifolium*. Die Untergattung *Cladodium* von *Bryum* findet hier eine besonders reiche Entfaltung.

Sowohl in Eurasien, wie in Nordamerika, schiebt sich an der Südgrenze zwischen die nördlichen Waldländer und den Tropengürtel ein mehr oder weniger breiter Saum von Trockengebieten. Sie zeigen, abgesehen von ihrer ökologisch nahen Verwandtschaft, auch einige floristisch gemeinsame Züge, die sich aber wegen der weiten Trennung ihrer Räume durch Meere zuweilen wie Disjunktionen verhalten. So erstreckt sich das Areal von *Timmiella* nicht nur von der Mediterraneis, einschliesslich Makaronesien, bis Ostchina, sondern kehrt wieder im mexikanisch-kalifornischen Florengebiet, von wo in sekundärer Disjunktion Splitter ins extratropische Südamerika (N. Argentinien) gelangt sind. Etwas ähnliches liegt bei *Pleurochaete* vor, wo einerseits ein mediterranes Verbreitungsgebiet, andererseits ein neuweltliches Areal von Texas bis (disjunkt) Ecuador und Nordargentinien (*Pl. ecuadoriensis*) reicht. Die Disjunktion Mediterraneis-Mexico, Kalifornien tritt noch öfters hervor, so in *Pterogonium*, *Neckera turgida-Menziesii*, *Camptothecium*, *Scleropodium*, *Bartramia stricta*, *Anacolia* etc.

Dieser aride Gürtel, dessen floristisch einheitliches Substrat sich namentlich in zahlreichen teils identischen, teils vikariierenden Trichostomaceen bekundet, lässt sich übrigens weiter gliedern in die Abschnitte 1) Zentralasien unter Anschluss von Westchina und Kaspis, 2) Sind und Nordostafrika, 3) Mediterraneis, 4) Makaronesien, 5) Texas, Nordmexico, Kalifornien. Von diesen sind ihrer geographischen Lage entsprechend 1 — 4 näher mit einander verbunden. Am reichsten an Endemien höherer Ordnung und seltsamen Altersdisjunkten, teils Mono- oder Ditypen, ist das insulär isolierte Maka-

ronesien. Auch hier tritt wieder eine grosse Parallelität im Verhalten der Moose mit jenem der höheren Pflanzen hervor. Als auffallendste Charakteristica Makaronesiens seien angeführt: *Myurium* (nord-atlantisch und disjunkt in der Indomalaya), *Echinodium* (4 Arten in Makaronesien, 5 australisch-neuseeländische), *Gollania* (1 makaronesisch, mehrere ostasiatisch), *Alophosia* (makaronesischer Monotyp, entsprechend dem ostasiatischen Monotyp *Lyellia*). Dazu kommen viele altozeanische Elemente, die heute vorzugsweise noch

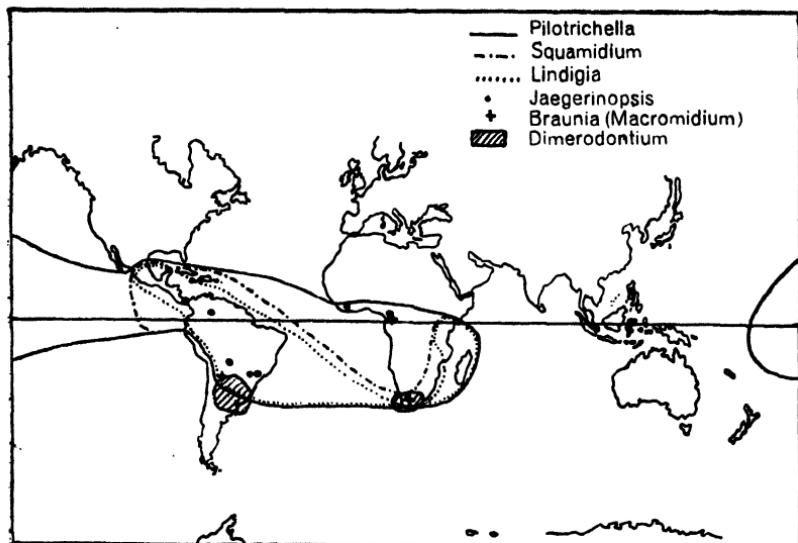


Fig. 4. Verbreitung afro-amerikanischer Gattungen.

tropisch und südhemisphärisch verbreitet sind, übrigens, zum grossen Teil begünstigt durch den Golfstrom, sich bis an die Irländische Küste ausgebreitet oder sich dort stets erhalten haben (*Cyclodictyon*, *Daltonia* etc.). In der Art ihrer Disjunction erinnert das der Mediterraneis mit einer Art gehörende *Gigaspermum* in Marokko an *Echinodium*, zeichnet aber noch genauer die Zerreissung des Areals der Gymnospermengattung *Callitris* ab (Marokko, Südafrika, Westaustralien), (3). Weitere merkwürdige Disjunktionen in der Mediterraneis sind *Claopodium* und *Triquetrella* in Portugal. Besonders wichtige Gattungen der Mediterraneis sind *Leptodon*, *Habrodon*, *Fabronia*, *Pterogonium*, *Fossombronia*, *Corsinia*, *Tesselina*, *Exormotheca*, und *Riella*. Der kolchische Abschnitt wurde schon bei

Erwähnung der atlantischen Florenelemente Europas gestreift.

2. Die Tropen. Wie in der höheren Pflanzenwelt lässt sich eine Neotropis und Palaeotropis unterscheiden. Die erstere ist, ihrer räumlichen Isolierung und Geschlossenheit entsprechend, einheitlicher als die Palaeotropis. Diese letztere bedarf daher noch einer weiteren Gliederung in a) Tropisches Afrika, b) Indomalaya (sensu latiore), c) Ozeanien. Eine weitere Zerlegung in Einzelabschnitte habe ich in meiner „Geographie der Moose“, (3), vorgenommen.

Ohne auf zu viele Einzelheiten einzutreten, kann ich hier folgende wichtige Tatsachen feststellen.

Exclusive pantropische Familien sind: *Leucophaneae*, *Calymperaceae*, *Erpodiaceae*, *Rhacopilaceae*, *Pterobryaceae*, *Meteoriaceae*, *Leucomiaceae* und *Hypopterygiaceae*. Vorwiegend tropisch sind *Leucobryaceae*, *Cryphaeaceae*, *Neckeraceae*, *Hookeriaceae*, *Sematophyllaceae*, *Radulaceae* und *Lejeuneaceae*.

Trotz einer grossen Anzahl von Gattungen, die in allen Teilen der Tropen gleichmässig verbreitet sind, so z. B. *Leucoloma*, *Holomitrium*, *Hyophila*, *Papillaria*, *Meteorium*, *Sematophyllum*, *Neckeropsis*, *Fruilandia*, *Plagiochila*, *Ceratolejeunea*, *Drepanolejeunea* etc. sind doch alle grösseren natürlichen Abschnitte der Tropen nicht nur durch fast alle ihre Arten, sondern auch durch den Besitz eigener Gattungen ausgezeichnet. Ihre Zahl ist unter den Laubmoosen viel grösser als unter den Lebermoosen, da bei letzteren die systematische Gliederung noch nicht so weit durchgeführt ist und dadurch generisch eine grössere Einheitlichkeit vorgetäuscht wird.

Sehr bedeutend ist die Zahl jener Genera, die mit Auslassung von Afrika nur in Amerika und Ostasien auftreten (IRMSCHER's Disjunktion nach 1, 3): *Aptychella*, *Leskeodon*, *Symblepharis*, *Rhegmatodon*, *Homaliodendron*, *Aérobryopsis*, *Mniomalia*, *Cyclolejeunea*, *Micropterygium* etc. Die aus den austral-antarktischen Florengebieten einstrahlenden Gattungstypen sind hierbei unerwähnt geblieben. Dagegen gehört in diesen Kreis ein floristisches Element, das die Familiendisjunktion 1.3 in vikariierenden Gattungen wiederholt, so die *Phyllogoniaceae* mit *Phyllogonium* (neotropisch) und *Orthorrhynchium* (palaeotropisch).

Ihnen stehen gegenüber jene Gattungen, die eine engere Verknüpfung entweder Amerikas mit Afrika (also Disjunktion nach 1,2

s. Irmscher) oder zwischen Ostasien und Afrika (also Disjunktion nach 2, 3, meist mit Einschluss von 4) anzeigen. Zu den 1,2-Typen rechnet z. B. *Pilotrichella*, *Orthostichopsis*, *Hypnella*, *Rhacopilopsis*, *Microthamnium*, *Prionodon*, *Arachniopsis*, *Leiolejeunea* etc., zu den 2,3-Typen *Arthrocormus*, *Macrohymenium*, *Trachypodopsis*, *Trachyphyllum* etc.; diese letztere Kategorie ist mehr durch übereinstimmende Arten innerhalb weitest verbreiteter Genera als durch exclusive 2,3-Gattungen vertreten; als Beispiele nenne ich: *Neckeropsis Lepineana*, *Thyridium fasciculatum*, *Fissidens Zippelianus*, *Schisma dicranum*, *Chandonanthus hirtellus*, *Rhodobryum giganteum*, *Pleurozia gigantea*, *Anastrophyllum piligerum*, *Mastigophora diclados* — besonders auf den ostafrikanischen Inseln.

Am interessantesten aber sind die australantarktischen Ausstrahlungen in die Neotropis, die einen fast zusammenhängenden Weg über die Andenbrücke nach Norden erkennen lassen, aber auch, durch weite Ebenen abgetrennt, in der Araucarienregion Südbrasiliens wiederkehren. Die Einwanderung der Gefäßpflanzen und Moose ist dort als zeitlich zusammengehörig zu betrachten. Typen wie *Psilopilum*, *Ptychomnium*, *Rhizogonium Lindigi*, *Breutelia robusta*, *Rhacocarpus*, *Balantiopsis* etc. entsprechen durchaus den Araucarien, *Podocarpus*, *Drimys*, *Cunoniaceae*, *Escallonia*, *Gunnera*, *Proteaceen* etc. Am stärksten sind die austral-antarktischen Elemente in den Anden vertreten, z. B. durch *Andreaea subnervis* und *Acroschisma Wilsoni* noch in Ecuador. Dazu kommt *Rhacocarpus*, *Psilopilum*, *Polytrichadelphus*, *Hygrodicranum*, *Sciaromium*, *Calagonium* etc. etc. Während aber *Balantiopsis* wenigstens Brasilien noch erreicht hat, jedoch in den Anden fehlt, ist *Schistochila* trotz ihrer reichen Entwicklung in Westpatagonien nirgends in die Tropen des amerikanischen Kontinents eingedrungen, ein starker Gegensatz zu der Palaeotropis, wo sich die Gattung die gesamte Indomalaya erobert hat und sogar in Afrika noch den Äquator erreicht.

A. Die Neotropis, die schon im Vorhergehenden auf ihre Fremdelemente untersucht wurde, ist nun aber auch mit Eigenelementen höheren systematischen Ranges reich gesegnet. Sie besitzt nicht nur eine endemische Familie — *Pilotrichaceae* — sondern auch zahlreiche Endemgattungen, die allerdings nicht allgemein über das ganze Gebiet verbreitet, sondern meist enger abgegrenzt sind. Besonders reich an Endemiten ist das Hochgebirge der Anden.

Ich erinnre nur an die leuchtenden Erscheinungen von *Stephaniella*, *Chaetocolea*, *Myrioclea*, *Aloinella*, *Williamsiella*, *Streptotrichum*, *Rhexophyllum*, *Simplicidens*, *Polymerodon*, *Thamniopsis*, *Rhynchosstegiopsis*, *Acidodontium* etc., die teils weiter verbreitet, teils auf kleinste Teilstücke beschränkt sind. Aber auch die Gebirge Brasiliens enthalten viel schöne Eigenzüge, so *Spiridentopsis*, *Philophyllum*, *Puiggariella*, *Meiotheciopsis*, *Moseniella*, *Stegotheca*, *Cladastomum* etc. Hier ist namentlich das Orgelgebirge eine reiche Fundstätte der interessantesten Moose, namentlich ist hier ein ausgesprochen austral-antarktischer Zug nicht nur in bestimmten Gattungen, sondern auch in der Verwandtschaft zahlreicher Arten festzustellen. Sehr bezeichnende neotropische Gattungen sind: *Helicophyllum*, *Pilosium*, *Potassium* und *Pirea*; auch *Cyclolejeunea*, *Odontolejeunea* u. *Bryopteris* können als überwiegend neotropisch genannt werden.

Weitverbreitete neotropische Arten sind: *Marchantia chenopoda*, *Dumortiera hirsuta*, *Monoclea Gottschei*, *Symphyogyna brasiliensis*, *Bryopteris filicina*, *tenuicaulis* und *fruticulosa*, *Omphalanthus filiformis*, *Frullania brasiliensis*, *Hypnella pilifera*, *Meteoriopsis remotifolia* und *recurvifolia*, *Pilotrichella flexilis*, *Meteorium illecebren*, *Papillaria appressa*, *Neckeropsis undulata*, *Holomitrium crispulum* etc., etc. Besonders weit verbreitete und artenreiche Gattungen sind *Schlotheimia* und *Microthamnium*, die das Kolorit der Flora sehr beeinflussen.

Morphologisch überaus interessante Typen enthält die nördliche Hylaea in den Gattungen *Pteropsiella*, *Protocephalozia*, *Zoopsis*, *Arachniopsis*, *Micropterygium* und *Drepanophyllum*.

Das Gebiet der Neotropis erstreckt sich auch für die Moose in Übereinstimmung mit der höheren Pflanzenwelt von Mexico einerseits bis nach Nordargentinien, wo die Wüste Atakama ihre natürliche Südgrenze bildet, anderseits bis an das Südende der brasilischen Küstengebirge, die in den subtropischen Grasländern Uruguays untertauchen. Überall wahrt sie ihre floristischen Züge so treu, dass auch eine kleine Sammlung von wenigen Arten ihre Herkunft kaum zu verbergen vermag.

B. Die Palaeotropis.

a. A f r i k a. Afrikas Tropenländer lassen ihre mittlere Lage deutlich in ihren zwiefachen floristischen Beziehungen zu Amerika und Ostasien erkennen. Das austral-antarktische Element ist dagegen recht schwach vertreten. An endemischen Gattungen ist das tro-

pische Afrika verhältnismässig arm; unter den Lebermoosen ist *Spruceella* und *Leiolejeunea* zu erwähnen. Unter den Laubmoosen finden wir mehr Eigenschöpfungen; unter anderm ist von Interesse *Fissidentella* als Vertreterin einer besonderen Familie, der *Archifissidentaceae*. Das Hochgebirge Ostafrikas enthält die schöne Gattung *Leptodontiopsis*. Am reichsten an Endemen ist Madagaskar. *Coleochaetium*, *Cardotia*, *Rutenbergia* und andre sind hierfür glänzende Belege, die eine Parallelie zu dem entsprechenden Angiospermen-Endemismus darstellen.

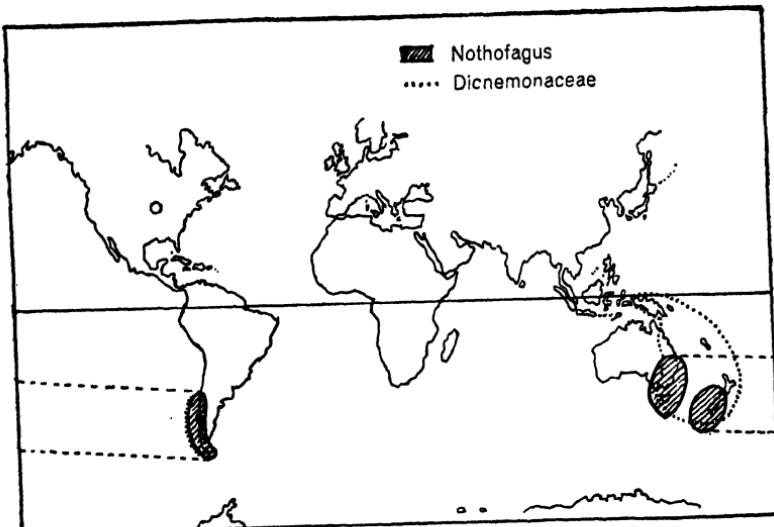


Fig. 5. Annähernd parallele Verbreitung von *Dicnemonaceae* und *Nothofagus*.

Wenn nun auch die Selbständigkeit Afrikas durch Gattungen weniger belegt ist, so sind doch die weit überwiegende Mehrzahl der Arten Endemen, teils freilich nächst verwandt und vikariierend für Arten Amerikas oder Ostasiens, so z. B. viele Arten von *Pilotrichella*, *Orthostichidium*, *Papillaria*, *Acanthocladium*, *Neckeropsis*, *Syrrhopodon*, *Leucophanes*, *Physcomitrium* etc.

Interessant ist die Tatsache, dass die floristischen Beziehungen Afrikas zu Amerika sich häufig in Gattungen ausdrücken, die in Afrika nur auf Madagaskar oder in seinem Umkreis (bis an die Festlandsküste des SO) vorkommen, so *Phyllogonium*, *Streptopogon*, *Priodontos*, *Lindigia* etc.

b. Ostasien-Indomalaya-Papuasien. Wohl die reichste Entfaltung der Moostypen zeichnet diesen altweltlichen Schwerpunkt der Tropenflora aus. Die Zahl der Gattungsendemien übertrifft noch den der Neotropis und die Gliederung in floristisch selbständige Teilabschnitte geht hier, dank der Zerreissung in zahlreiche Inseln, noch weiter als in der nur durch Hochgebirge gegliederten Landmasse Südamerikas.

Ein Westabschnitt, der mit Ceylon und dem Himalaya Vorderindien umfasst, lässt trotz gemeinsamer Grundzüge deutliche Unterschiede gegenüber dem Mittelabschnitt des Sundaaarchipels mit Hinterindien erkennen. Neben einer Reihe von besonders im Himalaya vertretenen endemischen Gattungen, wie *Cleistostoma*, *Penzigiella*, *Sphaerotheciella*, *Struckia*, *Gammiella*, *Beddomiella*, *Bryosedgwickia* etc. sind es besonders negative Züge, die diesem Abschnitt im Rahmen der Indomalaya seine Besonderheit verleihen. Ich erwähne namentlich das Fehlen der Gattungen *Cyathophorum*, *Hypnodendron*, *Mniidendron*, *Trismegistia* und *Cuspidatula*, die für die übrigen Teile der Indomalaya und weit nach Ozeanien hinein so charakteristisch sind.

Im Mittelabschnitt ist die nahe floristische Verwandtschaft zwischen dem Festland und den benachbarten Inseln bemerkenswert. Auf Einzelheiten muss hier verzichtet werden, ich beschränke mich daher auf einige wichtige Feststellungen. Manche als insuläre Endemien angesehene Gattungen werden sich wohl mit der Zeit als weiter verbreitet herausstellen, so ist z. B. *Ephemeropsis*, eine der merkwürdigsten Epiphyllen, in neuerer Zeit sowohl in Sumatra und Borneo, wie auch sogar auf Neuseeland wiedergefunden worden. Auch *Psiloclada* scheint im Archipel weit verbreitet zu sein. Ihr Bereich umspannt hier Molukken bis Sumatra und Philippinen. *Metzgeriopsis* ist ausser auf Java neuerdings auch auf Sumatra gefunden worden. Die gleiche Verbreitung zeigt die merkwürdige monotypische Gattung *Wettsteinia*. *Jackiella* ist wohl ein ostmalayisch-ozeanisches Element. *Hymenophytum* stellt eine Verbindung mit Australien-Neuseeland her. Besonders reich sind hier neben den schon erwähnten *Hypnodendraceen* *Endotrichella*, *Garovaglia*, *Trachypus*, *Ectropothecium*, *Acporium*, *Schistochila* und *Mastigobryum* vertreten. Besonders interessante Typen sind *Calobryum*, *Treibia insignis* (bis jetzt nur von Java, aber in Ozeanien und Neusee-

land durch 2 andre Arten repräsentiert), *Schiffneria*, *Wiesnerella*.

Von Borneo sind ebenfalls zahlreiche Endemismen, darunter Gattungen bekannt geworden, z. B. *Ptychophyllum* und *Dimorphocladon*; sehr wichtig ist hier das abgespaltene Auftreten von 2 Arten der papuatisch-australischen Gattung *Dawsonia*. Celebes dürfte noch manche Überraschung bieten; es ist heute bryologisch noch ganz schlecht bekannt. Die reichste Florenentwicklung weist vielleicht der ost malayische Abschnitt (schon nach Papuasien hineingreifend) mit Molukken, Ceram und Neuguinea auf. Hier sind *Spiridens* (übrigens auch schon auf Java) und *Dawsonia* (in Neuguinea über ein halbes Dutzend Arten) besonders wichtig. Dazu kommen herrliche Endemgattungen, wie *Hymenodontopsis*, *Brotherobryum* und *Wernerobiump*, von denen die beiden letzteren als *Dicnemonaceen* die australisch-polynesische Florenverwandtschaft betonen. Von allen sonstigen Indomalaya-Typen ist eine unerschöpfliche Fülle vorhanden und bemerkenswert u. a. das Auftreten von Riesen in der Gattung *Schlotheimia*. Bei genauerer Durchforschung ist hier noch unendlich viel Neues zu erwarten.

Der Nordabschnitt schliesslich mit den Philippinen und einem Ausläufer nach Süd-Japan ist sehr reich mit Eigenzügen versehen. Neben sehr deutlichen Beziehungen zum festländischen Ostasien (z. B. *Duthiella*, *Pseudopohlia*, *Gollania*, *Orthomnium*, *Pseudospiridentopsis*) enthalten die Philippinen mehrere Endemgattungen, z. B. *Elmeriobryum* und *Merrilliohypnum*, doch ist ihre zahlenmässige Überlegenheit über Neuguinea nur scheinbar, da sie ungleich besser als jenes durchforscht sind.

c. Ozeanien schliesst sich in seinem floristischen Charakter eng an die Indomalaya an, enthält aber doch sehr bezeichnende insuläre Endemismen, von denen 3 monotypische Genera der Hepaticae: *Ponafella*, *Sakkiella* und *Acromastigum* besonders hervorzuheben sind, die beiden ersten von den Karolinen (bisher nicht beschrieben, aber in den handgezeichneten Icones" zu den Species Hepaticarum von STEPHANI abgebildet), das dritte von Hawaii. Diese sehr isolierte Inselgruppe liefert auch noch die schönen Endemgattungen *Baldwiella* und *Glyphidium*. Einstrahlungen australischer Verwandtschaftskreise sind unverkennbar, so namentlich im Vorkommen von *Dicnemonaceae*, *Euptychium*, *Pterobryella*, *Powellia* und *Lembidium*.

3. Der Südhemisphärische Floengürtel.

A. Australien. Der australische Kontinent wird in erster Linie durch *Dawsonia* charakterisiert. Seine nördlichen Teile sind noch ausgesprochen papuatisch im Florencharakter, liefern aber doch recht auffallende Endemgattungen, wie die prächtige *Braithwaitea* (bis Neu Seeland) ferner *Wildia*, *Dicnemonaceae* (als „vivipare“ Typen) und die „Beutler“ unter den Lebermoosen, wie *Marsupidium*, *Balantiopsis*, *Acrobolbus* und *Symphyomitria* (*Lethocolea*). Das Dichtigkeitsmaximum der beiden letzteren liegt einmal auf Neukaledonien, dann in Neuseeland, das sich trotz vieler Einzelzüge eng an Australien anschliesst. Überragend reich an Endemgattungen ist Neukaledonien, von dem in erster Linie das Dicnemonaceen-Genus *Synodontia* mit 10 Arten erwähnt zu werden verdient. Dazu kommen prachtvolle Schöpfungen wie *Franciella*, *Parisia* und *Cyrtopodendron* und vieles Andre. Ebenso interessant ist die Häufung von *Echinodiumarten* durch ihre seltsame Disjunktion (Makaronesien). Australiens Festland weist mit *Tetrapterum*, *Goniomitrium*, *Gigaspermum* und *Triquetrella* auf eine floristische Verwandtschaft mit Südafrika hin.

B. Das Australantarktische Florenreich. Ausserordentlich ergiebig an eigenen Formen zeigen sich a) Tasmania und besonders Neuseeland. Von der erstenen Insel sei vor allen andern das seltsame *Pleurophascum* erwähnt. Auf beiden Inselgruppen ist das austral-antarktische oder altozeanische Element besonders reich entwickelt und die engen Beziehungen zur Notohyle Westtagonien werden schlagend bewiesen durch die Gemeinsamkeit von Gattungen wie *Dendroligotrichum*, *Polytrichadelphus*, *Weymouthia*, *Lepyrodon*, *Pterygophyllum*, *Ptychomnium*, *Leptotheca*, *Calyptopogon*, *Schistochila* und *Lepidolaena*, die nicht weniger beweiskräftig als die entsprechenden Gefäßpflanzen (*Nothofagus*, *Gaimardia*, *Fitzroya* etc.) sind. Neuseeland zeigt wohl von allen südlichen Moosfalen die üppigste und artenreichste Entfaltung, auch ist der Endemismus in diesem reichgegliederten Inselland besonders hervortretend. Kein andres Gebiet besitzt vielleicht soviel morphologisch bedeutsame Typen wie dieses Moosland κατ' εξοχήν mit seiner ungeheuren Zeugungskraft in Verwandtschaftskreisen wie *Plagiochila*, *Mastigobryum*, *Lepidozia*, *Lophocolea*, *Chiloscyphus*, *Schistochila* und *Lepidolaena*. Von Endemien sind hervorzuheben die Gattungen *Tetraphidopsis*, *Cladomnion*, *Dichelodontium* und *Henne-*

diella, während die interessanten Gattungen *Tridontium*, *Mittenia* und *Cyrtopus* auch Ostaustralien und Tasmanien auszeichnen. Bemerkenswert ist auch die Wiederkehr von *Calobryum* und *Treubia* auf Neuseeland. An schönen *Dicnemonaceen* und marsupiferen *Hepaticae* ist ebenfalls kein Mangel.

b. An Neuseeland schliesst sich würdig Westpataagonien und Feuerland an, welche beide trotz ihrer weiten räumlichen Abtrennung nur eine andre Fazies oder eine Variation des Florenthemas von Neuseeland darstellen. Auch hier aber sind die Endemen dicht geschart. Ihr schönster Vertreter ist wohl das valdivische *Lamprophyllum*, das mit seinen breiten smaragdgrünen Schuppenbändern die Baumstämme des Südbuchenwaldes ziert. Die Massenvegetation von *Rhizogonium mnioides*, *Lepyrodon Lagurus*, *Dendroligotrichum*, verschiedenen *Ptychomnien*, *Schistochila* und *Lepidolaena*, *Aneura prehensilis* (vikariierend für *A. eriocaulis*) etc. ist nichts als eine leichte Abwandlung des neuseeländischen Mooskleides. Auch Endengattungen sind in bedeutender Zahl vorhanden. z. B. *Pulvinella*, *Pigafetta*.

c. Die antarktischen Inselgruppen zeigen im Besitz mancher Gattungen starke Anklänge an die altozeanische Flora, zeichnen sich aber daneben durch beträchtlichen Eigenbesitz aus. *Sarconeuron*, *Willia*, *Skottsbergia* und *Neuroloma* scheinen mir besonders leuchtkräftige Exponenten dieses Elementes zu sein. Daneben sind interessante Arten von *Schistochila*, *Lepidolaena* und *Lembidium* zu verzeichnen. Die starke Entfaltung von Gattungen, wie sie sonst auch dem hohen Norden eigen sind, so *Grimmia*, *Racomitrium*, *Blindia*, *Dicranoweisia*, *Andreaea* etc. ist gleichfalls bemerkenswert.

C. Räumlich sehr eng begrenzt ist das Südafrikanische Florenreich. Es weist im Verhältnis zu seiner merkwürdigen Angiospermenflora unter den Moosen viel weniger Endemen auf. Immerhin wären *Hypodontium*, *Wardia*, *Ischyrodon*, *Chamaebryum* und *Oedipodiella* hervorzuheben. Unverkennbar sind einmal die schon erwähnten floristischen Beziehungen zu Westaustralien, dann aber auch, als Parallele zur Phanerogamenflora mit *Helichrysum* und *Erica*, die Anklänge an Makaronesien-Mediterraneis, die z. T. mit identischen Arten, wie *Leptodon Smithii*, *Pterogonium*, *Bryum torquescens*, *Grimmia pulvinata* und *campestris*, *Tortula atrovirens* und *princeps*, *Barbula vinealis* und *Encalypta vulgaris*, belegt werden.

CHAPTER XI

QUATERNARY DISTRIBUTION

by

H. GAMS (Innsbruck)

§ 1. Historical notes and chief literature²⁾. Sub-fossil mosses have been recognized as such for more than two centuries. As early as 1727 BROMELL recorded them from postglacial calcareous tufa and TOWNSON in 1797 recorded them from quaternary tufa¹⁾. They

¹⁾ M. v. BROMELL, *Lithographia Svecana, Upsaliae 1727.* — TOWNSON, *Travels in Hungary, London 1797.* (The tufa of Tata visited by him, is not, as stated by DIXON, recent but interglacial). — ²⁾ J. AMANN, *Bryogeographie de la Suisse. Mat. Flore Cryptogam. Suisse VI 2, 1928.* — A. M. BEILL, *Implementiferous Sections at Wolvercote (Oxfordshire). Quart. Journ. Geol. Soc. IX, 1904.* — M. BEYLE, *Über einige Ablagerungen fossiler Pflanzen der Hamburger Gegend. Jahrb. Hamburg. wiss. Anst. XXX 1913, XXXVI 1918, Mitt. Min. Geol. Staatsinst. Hamburg 1924.* — A. BOROS, *Die Phytolithen der Süßwasser-Kalksteine der Mitteldanubischen Gebirgsgegend. Földtani Közlöny LIV (1924) 1925; Two fossil species of mosses from the diluvial lime tufa of Hungary. Bryologist XXVIII, 1925.* — U. BRIZI, *Su alcune briofite fossili. Bull. Soc. bot. ital. 1893.* — F. CAMUS, *Sur les mousses trouvées dans le contenu de l'estomac d'un mammouth. C. R. Acad. Paris CLX, 1915.* — H. N. DIXON, *Muscinae. Fossilium Catalogus II 13, Berlin 1927.* — CH. DOUIN, *Les Mousses et les Hépatiques des tufs du Lautaret. Rev. Gén. Bot. XXXV 1923, XXXIX 1927.* — R. FARINETI, *Ricerche di briologia paleontologica nelle torbe del sottosuolo pavese appartenenti al periodo glaciale. Atti Ist. Bot. Univ. Pavia s.2 V, Milano 1896.* — J. FRUEH u. C. SCHRÖTER, *Die Moore der Schweiz. Bern 1904.* — I. GYÖRFY, *Borostyánkövekben ragadt mohák és a fosszilis mohák koráról. Debreceni Szemle III, 1929.* — N. HARTZ, *Bidrag til Danmarks senglaciale Flora og Fauna. Danm. geol. Unders. II 11. 1902; Bidrag til Danmarks tertiaere og diluviale Flora. Ibid. 20, 1909.* — A. HESSELBO, *Mosrest fra Diluviet ved Skaerumhede. Ibid. 25, 1910.* — J. M. HOLZINGER, *Some Fossil Mosses. Bryologist VI 1903.* — A. JEANNET, W. RYTZ a.o. *Die Schieferkohlen der Schweiz. Beitr. Geol. Karte d. Schweiz geotechn. Ser. 8, 1923.* — K. JESSEN, *Moseundersøgelser i det nordøstlige Sjælland. Danm. geol. Unders. II 34, 1920.* — K. JESSEN and V. MILTHERS, *Stratigraphical and paleontological studies of interglacial fresh-water, deposits in Jutland and Northwest Germany. Ibid. II 48, 1928.* — G. MÜLLER u. C. A. WEBER, *Über eine fröhildiluviale und vorglaciale Flora bei Lüneburg. Abh. Preuss. Geol. Landesanst. XL, 1904.* — A. G. NATHORST, *Über den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntniss von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen. Bih. Svenska Vet. Akad. Handl. XVII, 1892.* — D. P. PENHALLOW, *Canadian Pleistocene Flora of the Don Valley.*

have been described from postglacial peat by LINNAEUS, BLUMENBACH and others, amongst whom STEENSTRUP (1841) and LESQUEREAUX (1844) deserve special mention.

From 1845 — 1855 records of Bryophytes from Tertiary deposits, especially from the Baltic amber and the Swiss molasse, were made by GOEPPERT, BERNDT, MENGE, HEER, ETTINGSHAUSEN and others. From 1858 — 1864 glacial and interglacial lignites in Switzerland were investigated by ESCHER VON DER LINTH, MORLOT and HEER. In 1869 W. PH. SCHIMPER, who determined the mosses collected by HEER and MORLOT, and by FRAAS in 1866 in Southern Germany, mentions two doubtful *Sphagna*, 17 Hepaticae, and 30 Musci from the Tertiary, and only 1 *Sphagnum*, 5 *Hypna*, and 1 *Thuidium* from the Quaternary. This number has since been much increased, especially by A. G. NATHORST, who explored a great number of glacial floras from Sweden to Switzerland and Russia.

We know to day about 20 hepaticas and over than 250 species of mosses from actual quaternary deposits, many more than from tertiary and even more than from postglacial deposits. The greatest number have been determined in Denmark by C. JENSEN and A. HESSELBO; in England by H. N. DIXON; in Finland by V. BROTHHERUS and H. LINDBERG; in France by BOULAY and DOUIN; in Germany by C. A. WEBER, H. PAUL and W. MÖNKEMEYER; in

70. Meet. Brit. Ass. Bradford 1900. — P. RANGE, Das Diluvialgebiet von Lübeck und seine Dryastone. Zeitschr. f. Naturwiss. LXXVI 1903. — C. REID and H. N. RIDLEY, Fossil Arctic Plants from the Lacustrine Deposit at Horne in Suffolk. Geol. Magaz. Dec. 3 V 1888. — C. and E. REID, The Pliocene Floras of the Dutch Prussian Border. Meded. Rijks-ops. van del'stffen VI 1915. — E. M. REID, Two preglacial Floras from Castle Eden Quart. Journ. Geol. Soc. LXXVI 1920. — E. RYAN, Undersøgelse af nogle torvprøver. Norges Geol. Unders. XIV 1894. — W. PH. SCHIMPER, Traité de Paléontologie végétale. Paris 1869. — J. SCHÜSTER, Paläobotanische Notizen aus Bayern. Ber. Bayer. bot. Ges. XII 1909. — P. STARK, Beiträge zur Kenntnis der eiszeitlichen Flora und Fauna Badens. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. XIX 1912; Die Moore des badischen Bodenseegebiets. Ibid. XXIV 1925, XXVIII 1927. — J. STOLLER, Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Flora Norddeutschlands. Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. XXIX 1908, XXXII 1911, XLVII 1926. — S. H. WARREN, A late Glacial stage in the Lea Valley. Quart. Journ. Geol. Soc. LXVIII, 1912. — C. A. WEBER, Die Moostorfsschichten im Steilufer der Kurischen Nehrung zwischen Sarkan und Crantz. Engl. Bot. Jahrb. XLII 1908; Die Manumutflora von Borna. Abh. Naturw. Ver. Bremen XXIII 1914; Beiträge zur Kenntnis der mitteleuropäisch-glazialen Flora und der postglazialen Eichenflora im Ruhrgebiete. Ibid. XXVIII 1930. — H. WEYLAND, Beiträge zur Kenntnis fossiler Moose. Senckenbergiana VII, 1925. — A. J. ZMUDA, Fossile Flora des Krakauer Diluviums. Bull. Acad. Cracoviæ 1914.

Italy by BRIZI and FARNETI; in Norway by RYAN; in Poland by ZMUDA; in Russia by D. GERASSIMOV and L. SAVICZ; in Sweden by BERGGREN, TOLF and others; in Switzerland by AMANN and MEYLAN (See fig. 1). A much smaller number of quaternary mosses is known from northern America. These have been recorded by GROUT, HOLZINGER, PENHALLOW and others, also from Siberia by SUKATCHOF etc. The quaternary moss history of the other continents is almost entirely unknown.

The most complete account of fossil mosses which has been published is that given by H. N. DIXON in *Fossilium Catalogus* 1927; unfortunately it contains no hepatics and owing to a misunderstanding, he cites a list of mosses given in STARK's paper which were never found as fossils. As a foundation for the following account, the present author has compiled a new list from all available botanical and geological papers and from his own experience. The most important papers are cited on p. 297--298.

§ 2. Fossilization and Preservation. The great majority of moss fossils are either fragments of the gametophyte only or indeterminable spores. In peat, lacustrine and fluviatile mud, clay and sand deposits, stems and leaves are often fairly well preserved by humification of the cellulose membranes. Only in such cases and the much rarer one of true petrification, is the histological structure more or less well preserved. The best conditions for humification are furnished by peat bogs, but not all small mosses are capable of fossilization. According to CZAPEK¹⁾ and others, typical cellulose is very scarce in moss membranes and mostly replaced by hemicelluloses and other decomposable substances, such as metarabic acid, „Dicranumgerbsäure” (substances which are found in *Dicranum*, *Leucobryum*, *Grimmia*, *Orthotrichum*) etc. The most resistant appears to be a phenol „sphagnol”, which occurs especially in *Sphagnum*, *Fontinalis* and *Hypnobryales*. Many bog mosses are never found in peat, e. g. species of *Cephalozia*, *Calypogeia*, *Campylopus*, *Leucobryum*.

In calcareous tufa, the other form of „sedentary” moss deposits

¹⁾ G. GJOKIC, Über die chemische Beschaffenheit der Zellhäute bei den Moosen. Österr. bot. Zeitschr. 1895. F. CZAPEK, Zur Chemie der Zellmembran bei den Laub- und Lebermoosen. Flora LXXXVI, 1899, cf. even CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, Jena 1905 and WEYLAND I.c.

(whole moss societies in contradistinction to fragments in sediments), only incrustations are preserved. In many cases, especially of hepatics, identification is only possible by the collodion method. Among hepatics, *Riccardia pinguis* and *Pellia Fabroniana* are very common in tufa, rarer *Conocephalum (Fegatella)*, *Marchantia* etc. (cf. DOUIN l. c.). Among the tufa-forming *Trichostomaceae* (all species of *Eucladium*, *Gymnostomum* and *Molendoa*, *Didymodon tophaceus*, *Barbula fallax* and *icmadophila*) only *Eucladium verticillatum* and *Didymodon tophaceus* have been recorded hitherto from quaternary calcareous deposits, especially by BOROS, whose determinations, however, are disputed by GYÖRFFY. The most important tufa-builders in the *Eubryales* are *Bryum ventricosum*, *bimum* and other species and *Philonotis calcarea*. But the most efficaceous of all mosses in this respect are species of *Cratoneuron*, especially *Cr. glaucum* (including *commutatum*, *falcatum* and *irrigatum*). Other *Amblystegiaceae* (*Hygrohypnum filicinum*, *Leptodictyum riparium*, *Drepanocladus revolvens*, *Scorpidium turgescens*, *Platyhypnidium rusciforme* etc.) are of minor importance.

True moss petrifications such as those from the English coal measures¹⁾ are not known from quaternary deposits, nor have we quaternary amber, which so well preserved incrustations of slender hepatics (species of *Cephalozia*, *Scapania*, *Radula*, *Frullania*, *Lejeunea* and others) and musci (e. g. *Cleistocarpi* like "*Phascum cuspidatum*" GOEPPERT, *Hookeriaceae* like *Muscites elegans* GOEPPERT and *Fabroniaceae* like *Muscites serratus* GOEPPERT et BERENDT) from the older Tertiary²⁾.

Unfortunately, no mosses are preserved in subaerial deposits, e. g. in the loess and the famous interglacial breccia of Hötting. We have therefore no fossil records of true prairie or steppe mosses.

The fossil records are always very incomplete and never indicate the whole flora of any territory. Epipetric and epixylic species are only accidentally preserved, fossils of *Andreaea*, *Grimmia* and *Orthotrichum* are therefore exceedingly scarce. Other groups

¹⁾ J. WALTON, Carboniferous Bryophyta. Annals of Botany XXXIX 1925 and XLII 1928.

²⁾ H. R. GOEPPERT, Über die Bernsteinflora. Monatsber. Akad. Berlin 1853. — GOTTSCHE, Über die im Bernstein eingeschlossenen Lebermoose. Bot. Centralbl. XXV, 1886. — R. CASPARY u. R. KLEBS, Die Flora des Bernsteins. Abh. Preuss. Geol. Landesanst IV 1906. — H. N. DIXON, Note on a moss in amber. Journ. of Bot. XL 1922.

(e. g. *Anthocerotales*, *Tetraphidales*, *Buxbaumiales*, *Funariaceae*, the genera *Leucobryum*, *Cinclidotus*, *Oedipodium*, *Schistostega* and many tropical families) have never been found as fossils.

§ 3. Frequency of fossil remains. Of all the records of quaternary mosses known to me (about 1400), only 2,8 % are of hepatics (20 species), 9 % of *Sphagna*, 3,5 % of *Polytrichaceae* (mostly stems), 5 % *Bryaceae*, 3,8 % *Mniaceae* (mostly single leaves), 3,4 % *Meesseaceae*, but 57,7 % *Hypnobioryales* and of these $\frac{1}{3}$ *Amblystegiaceae*, of the last are about $\frac{1}{3}$ (11 % of all records) species of *Drepanocladus* and $\frac{2}{5}$ (14 % of all records) species of *Scorpidium* and *Calliergon*.

The relative frequency of fossil remains or the facility of fossilization may be determined by dividing the number of records for every family or genus by the number of recorded species. More than 20 quaternary records per species are known for *Scorpidium*, *Calliergon*, *Acrocladium* and *Tomentypnum* (*Hypnum trichoides* = *Camptothecium nitens*), 16—19 for *Drepanocladus*, *Hylocomium* s. str. (*splendens* = *proliferum*) and *Aulacomnium*, 13 for *Climacium* and the *Ditrichaceae*, 10 for *Helodium*, 9 for *Cratoneuron*, *Meesea* and *Paludella*, 8 for *Pleurozium*, *Campylium* and *Homalothecium*, 7 for *Rhytidadelphus*, *Antitrichia* and *Sphagnum*, 5—6 for *Marchantia*, *Polytrichaceae*, *Bartramiaceae*, *Neckera*, *Thuidium* and *Scleropodium*, 3—4 for *Trichostomaceae*, *Pottiaceae*, *Encalyptaceae*, *Bryaceae*, *Fontinalis*, *Leucodon*, *Homalia*, *Isothecium* and *Rhytidium*, 1— $2\frac{1}{2}$ for *Ricciaceae* (only *Ricciella fluitans*), *Marchantiaceae*, *Jungermanniales anakrogynae* and *akrogynae*, *Andreaea*, *Dicranaceae*, *Grimmiaceae*, *Fissidens*, *Timmia*, *Mniaceae*, *Catoscopium*, *Orthotrichaceae*, *Hedwigia*-*ceae*, *Thamnium*, *Entodontae*, *Anomodontae*, *Pseudoleskeae*, *Amblystegium* s. str., *Hygrohypnum*, *Camptothecium* s. str., *Brachythecium*, *Eurhynchium* s. lat., *Stereodontae* and *Plagiothecium*.

Over 55 quaternary records are known of *Drepanocladus exannulatus* s. lat. and *Calliergon giganteum*, more than 45 of *Drepanocladus aduncus* s. lat. and *fluitans*, more than 40 of *Scorpidium scorpioides*, more than 30 of *Drepanocladus revolvens*, *intermedius* and *Sendtneri* and *Sphagnum palustre* s. lat. (of which at least 7 refer to *magellanicum*), 20—25 of *Campylium stellatum*, *Scorpidium trifarium*, *Acrocladium cuspidatum*, *Tomentypnum nitens* (*Camptothecium trichoides*), *Meesea triquetra* and *Aulacomnium palustre*,

16—19 of *Cratoneuron glaucum* and *filicinum*, *Drepanocladus vernicosus*, *Scorpidium turgescens*, *Calliergon stramineum*, *Hylocomium splendens* and *Distichium capillaceum*, 11—15 of *Neckera complanata*, *Climacium dendroides*, *Campylium polygamum*, *Calliergon Richardii* and *sarmentosum*, *Polytrichum juniperinum* and *strictum*, *Ditrichum flexicaule*, *Ceratodon purpureus*, *Philonotis fontana*, 8—10 of *Helodium Blandowii*, *Pleurozium Schreberi*, *Homalothecium sericeum*, *Stereodon cypresiformis*, *Tortella tortuosa*, *Pohlia nutans*, *Mnium punctatum* and *affine*, *Paludella squarrosa*, *Sphagnum recurvum* s. lat. and *acutifolium* s. lat. Most of these species are widely distributed both in glacial and in interglacial deposits and are often (with the exception of *Mnium*, *Aulacomnium*, *Fontinalis* etc.) beautifully preserved in peat or clay.

The figures quoted above do not necessarily indicate that *Amblystegiaceae* were dominant during the Quaternary, merely that they are best adapted to fossilization and that they are easily recognizable.

We must admit that in the Pliocene, the moss flora of the northern hemisphere was very like the existing one, but generally with larger and less isolated areas. Probably very few of the species which were described as new from quaternary deposits by SCHIMPER 1869, FARNETI 1896, SCHILBERSZKY 1912¹) and GROUT 1917²), are of any real specific value. Several, like "*Hypnum groenlandicum*" from Schussenried³), have never been recognized as such by bryologists and are based on pure misunderstanding by geologists. Others, like SCHIMPER's *Thuidium antiquum*, *Hypnum priscum* and *diluvii*, are probably identical with living ones. None of the more experienced bryologists of to-day venture to create new quaternary species of the polymorphic *Amblystegiaceae*, which seem to have existed in Europe almost unchanged since the Miocene. *Hypnum Noeggerathii* C. O. WEBER and *H. lycopodioides* C. O. WEBER = *Weberianum* GOEPPERT from the miocene coal measures of the Lower Rhine⁴), according to SCHIMPER are only forms of *Drepanocladus aduncus* and *Sendtneri*.

¹⁾ K. SCHILBERSZKY, Pleistocäenkoru mohafaj Kecskemétröl (*Hypnum Hollosianum*). Mathem. és Term. Tud. Ert. XXX, Budapest 1912.

²⁾ A. J. A. GROUT, Fossil *Campylothecium*. Bryologist XX 1917.

³⁾ -O. FRAAS, Die Erfunde an der Schussenquelle. Würtemb. Naturw. Jahresh. 1867.

— K. BERTSCH, Die Vegetation Oberschwabens zur Zeit der Schussenrieder Renntierjäger. Jahrsber. Oberrhein. Geol. Ver. (1925) 1926.

⁴⁾ C. O. WEBER, Die Tertiärflora der niederrheinischen Braunkohlenformation. Palaeontographica II, Ca sscl 1852.

§ 4. Pliocene Mosses. Pliocene mosses are known from England (from Castle Eden, recorded by E. M. REID), from France (especially from Mont Dore¹⁾), from the Dutch-German border (from Reuver and Tegelen, recorded by DIXON in REID l. c.) from Germany (especially from Frankfurt²⁾) and from Italy^{3).}

Extinct or quite exotic pliocene species are only recorded from the genera *Marchantia* (Frankfurt), *Mnium* (*Mn. antiquorum* DIXON from Reuver), *Pinnatella* (*aff. alopecuroides* (HOOKER) FLEISCHER) from Reuver) and *Neckera* (from Lombardy). The flora of Reuver certainly and most probably that of Frankfurt, belongs to the lower Pliocene. The remaining pliocene floras and especially the younger ones of Castle Eden and Tegelen etc. seem to be composed exclusively of living species: *Ditrichum tortile* (Tegelen), *Mnium* sp. (Mont Dore), *Neckera complanata* (Frankfurt, Castle Eden) and *crispa* (Lombardia), *Thamnium alopecurum* (Frankfurt), *Homalia trichomanoides* (Castle Eden), *Leskea* sp. (Frankfurt), *Pseudoleskea atrovirens* or *Leskea polycarpa?* (Tegelen), *Anomodon viticulosus* (Frankfurt), *Heterocladium* sp. (Frankfurt), *Thuidium tamariscinum* (Castle Eden), *Cratoneuron glaucum* and *filicinum* (Mont Dore, Tegelen), *Amblystegium Kochii*, *serpens* and *varium* (England), *Campylium polygamum* (Norfolk), many species of *Drepanocladus*, *Brachythecium* and *Eurhynchium* (several localities), *Homalothecium sericeum* (Tegelen), *Rhytidadelphus triqueter* (Castle Eden). The Tegelen layer and the Cromer forest bed are considered by C. and E. REID as pliocene, but the majority of geologists consider them as belonging to the first interglacial period. Many species of the same genera and other living species have moreover been recorded from even older tertiary deposits, especially from the German and Austrian coal measures and the Baltic amber (*Jubuleae*, *Polytrichaceae*, *Dicranaceae*, species of *Orthotrichum*, *Fontinalis*, *Thuidium*, *Drepanocladus* etc.)

We know that most of our phanerogamous species already existed

¹⁾ N. BOULAY, Flore pliocène du Mont Dore (Puy de Dôme). Paris 1892. — LAURENT et MARTY, Flore pliocène des cinérites etc. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille IX 1904/5, XXI 1927.

²⁾ H. ENGELHARDT u. F. KINKELIN, Oberpliocäne Flora und Fauna des Untermain-tals, insbesondere des Frankfurter Klärbeckens. Abh. Senckenberg. Nat. Ges. XXIX, 1908. — E. WEYLAND, Die Moose der oberpliocänen Flora des Frankfurter Klärbe-kens. Senckenbergiana VII 1925.

³⁾ F. SORDELLI, Flora fossilis insubrica, 1896.

in pliocene times and may presume that the age of most bryophytes is still greater. Though our knowledge of tertiary moss floras is insufficient, two important facts demand particular consideration:

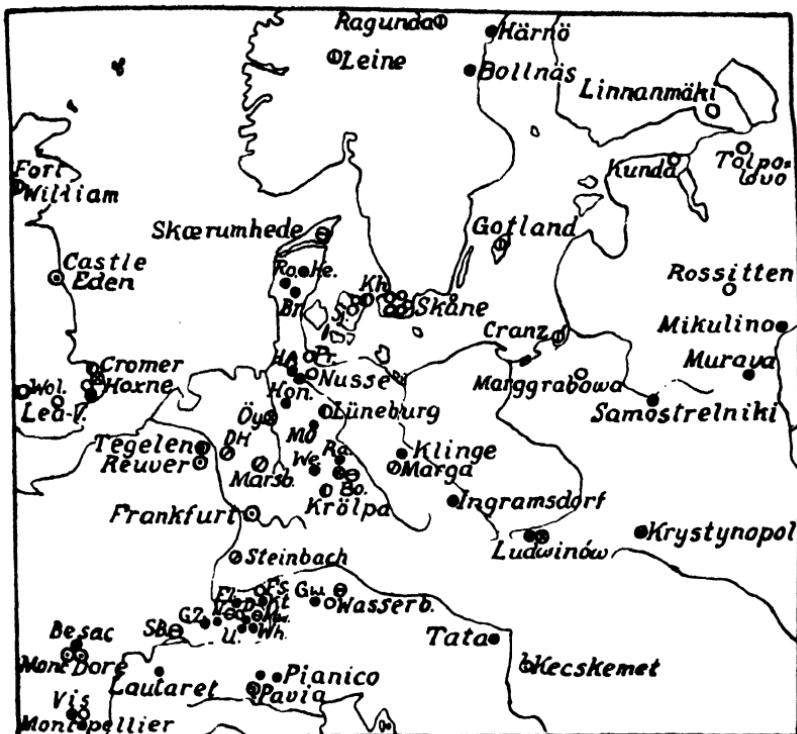
First, the lack of the arctic, subarctic and especially east-arctic elements in the preglacial flora of western Europe. We do not know any species of *Aulacomnium*, *Meesea*, *Paludella*, *Helodium*, *Scorpidium*, *Calliergon* or *Tomenthypnum* from preglacial deposits. Unfortunately we know nothing up to now of the preglacial flora of the circumpolar region, but we may suppose that these genera arose somewhere in arctic America and Asia.

The lack of *Sphagnum* in the tertiary coal measures is also very curious. *Gymnostomum ferrugineum* LUDWIG (1859) from the old-tertiary coal measure of the Lower Rhine and *Cryptothecium antediluvianum* HUEBENER (1852) from the tertiary haematite of Dernbach in Nassau are considered by SCHIMPER to be *Sphagna*, but these determinations have never been confirmed, moreover they have been strongly disputed by SEWARD, GOTTHAN and others. The „pre-glarial“ flora of Lüneburg, which contains 6 *Sphagna* according to C. A. WEBER, belongs, most probably, to the first Interglacial. The greatest number of living species of *Sphagnum* are known from Brasil. It may either be, that this very old „oceanic“ genus had not reached Europe before the quaternary cataclysm, or all remains may have been decomposed by „anchimetamorphosis“, as is the case with other tertiary plant remains¹⁾.

§ 5. The Older Diluvium. The number of mosses determined from glacial deposits is very considerable, but most of these records refer to the last glaciation. From the first glaciations (Scanian, Danube-, Elbe- and Elster drift, Nebraskan etc.), we know only a few records, e.g. *Scorpidium turgescens* from the Weybourne beds of Mundesley (NATHORST and others).

From the following “first” Interglacial (Cromerian, Aftonian) there are indications from the Cromer forest bed and other deposits in southern England, Holland, Denmark, Germany, Poland, Russia and perhaps Italy. Some which have been formerly stated to be

¹⁾ See HARRASSOWITZ, NIEDER and KIRCHHEIMER in Berichte Oberhess. Ges. f. Naturf- und Heilkunde 1929/30.



© Pliocene © Cromerian © Older Diluvium • Interglacial

$\ominus\ominus$ Younger Diluvium \circ Late Glacial \oplus Postglacial

Fig. 9. The situation of the best studied pliocene and pleistocene moss floras of Europe. Abbreviations: Bo = Böhlen and Borna near Leipzig, Br = Brörup, D = Dürnten and Krutzelried in Switzerland, DH = Datteln and Hünxe on the Ruhr, FS = Federsee and Schussenried, Fl = Flurlingen, GZ = lignites of Gondiswil and Zell, Gw = Grossweil, HA = Hamburg and Altona, He = Herning, Hon = Honerdingen, Kh = Copenhagen frihavn, Kt = Karrestobel and Reichermoos, Marsb. = Marsberg, MO = Kieselgur of Munster and Ohe, Mw = Mörschwil, N = Niederweningen, Öy = Oeynhausen, Pr = Projensdorf, Ra = Rabutz, Ro = Rodebaek, SB = Signal de Bougy, Sj = Alleröd and other localities in Sjaelland, U = Uznach, Güntenstein, Wangen etc., Wasserb. = Schambach and other localities near Wasserburg am Inn,

We = lime tufa of Weimar, Wh = lignite of Wildhaus, Wol = Wolvercote.

preglacial are now recognized as interglacial. Up to the present time most of the mosses of these deposits which have been determined, are widely distributed and common both in glacial and interglacial floras. The best known Cromerian moss flora is that of Lüneburg which was studied and illustrated by C. A. WEBER. Among the 17 species recorded are 6 *Sphagna*: *acutifolium* s. lat., *cuspidatum* s. lat., *recurvum* s. lat., *teres*, *palustre* s. lat. and *magellanicum*. *Bryum* cf. *microstegium* and *Mnium rugicum* from Lüneburg and *Drepanocladus brevifolius* from the environs of Copenhagen may be considered as arctic relicts from the preceding glaciations. Among other Cromerian floras, that of Krölpa in Thuringia includes, e. g. *Leucodon sciurooides* and *Anomodon apiculatus*¹⁾.

From the following, which is generally considered to be the greatest, glaciation (Saxonian, Saale-drift, Kansan in America), mosses are recorded from Norfolk (REID etc.), Lüneburg, Oeynhausen on the Weser²⁾, Rabutz³⁾ and Böhlen⁴⁾ near Leipzig, Ludwinow and Krystynopol in southern Poland⁵⁾, in Siberia (age doubtful) from Demyanskoye⁶⁾, in America from the Kansan drift of Iowa, etc.⁷⁾.

From several of these localities the following mosses are known: *Meesea triquetra*, *Helodium lanatum*, *Hygrohypnum filicinum*, *Drepanocladus vernicosus*, *fluitans*, *exannulatus* (f. *brachydictyon*, *gracilescens* and var. *Rotae*), *revolvens* and *Sendtneri* var. *capillifolius*, *Scorpidium scorpioides* (especially f. *julaceum*) and *turgescens* (Fig. 2), *Calliergon giganteum* und *Richardsonii*. With the exception of *Camptothecium Woldenii* GROUT from deposits underlying the Kansan drift which is the only moss described as extinct from the older Quaternary, the American glacial flora seems identical with that of Europe. The following mosses are only recorded from Böhlen: *Fontinalis*

¹⁾ C. A. WEBER apud J. STOLLER in Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. XL 1920.

²⁾ MÜLLER u. C. A. WEBER, Über ältere Flusschotter bei Bad Oeynhausen und Alfeld und eine über ihnen abgelagerte Vegetationssschicht. Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. 1908.

³⁾ C. A. WEBER, Die Pflanzenwelt des Rabutzer Beckentons. Engl. Bot. Jahrb. LIV 1917.

⁴⁾ MOENKEMEYER apud R. GRAHMANN, Über pflanzenführende Diluvialtöne in Nordwest-Sachsen. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. LXXVI 1924.

⁵⁾ ZMUDA I.c. and in W. SZAFAŘEK, Eine Dryas-Flora bei Krystynopol in Galizien. Bull. Acad. Cracovie 1912; see also SZAFAŘEK in Bull. Acad. Polon., Cracovie 1931.

⁶⁾ W. N. SUKATSCHEW, Über das Vorkommen fossiler Glazialpflanzen am Flusse Irtysch im Gouv. Tobolsk in Sibirien. Bull. Acad. St. Petersb. 1910.

⁷⁾ HOLZINGER and GROUT I.c.

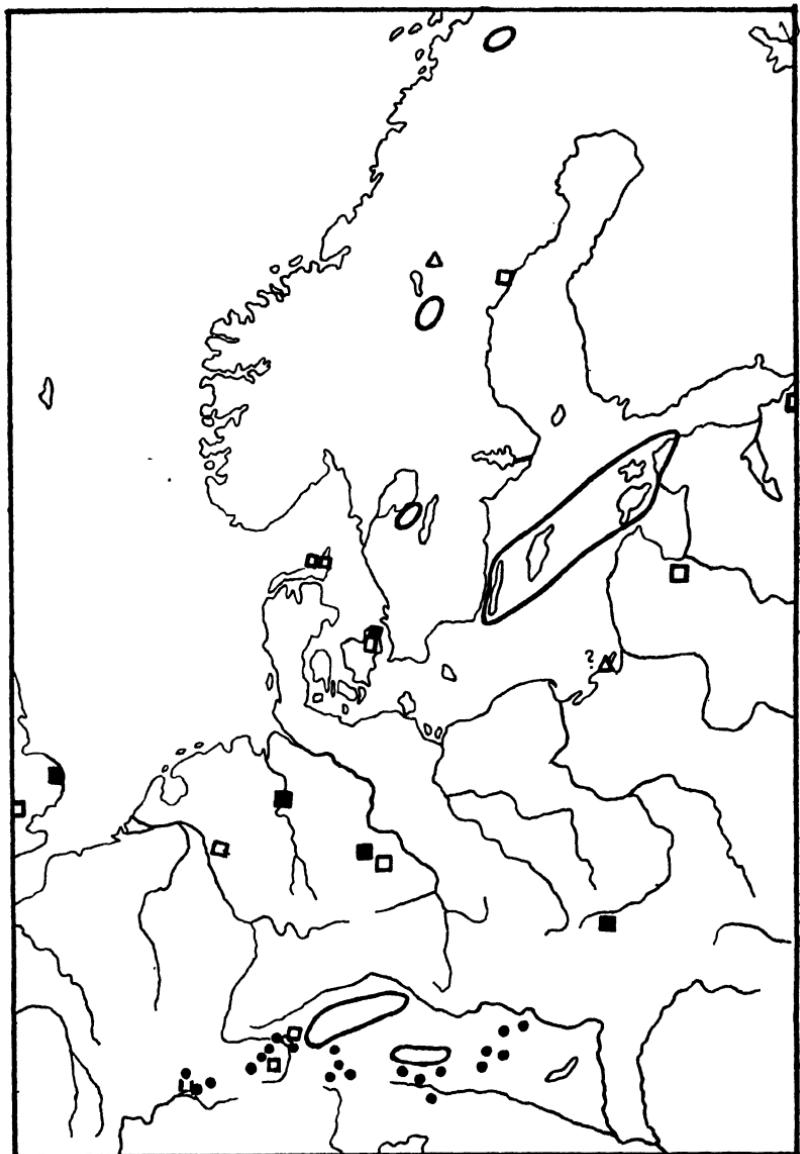


Fig. 2. *Scorpidium turgescens* as arctic alpine species. ■ = fossil remains from the Older Diluvium. □ = fossil remains from the Younger Diluvium. ■• = present relict areas.

hypnoides, *Neckera complanata*, *Isothecium myurum*, *Cratoneuron commutatum* and *Acrocladium cuspidatum*; from the arctic beds of Ludwinow only: *Sphagnum* sp., *Andreaea petrophila*, *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum sexangulare*, *gracile* and *juniperinum*, *Distichium capillaceum*, *Dicranum elongatum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Mniobryum albicans*, *Bryum lacustre*, *Mnium rugicum* and *cinclidioides*, *Cinclidium stygium*, *Paludella squarrosa*, *Aulacomnium turgidum*, *Philonotis fontana*, *Conostomum boreale*, *Fontinalis antipyretica*, *Hedwigia albicans*, *Heterocladium squarrosum*, *Thuidium delicatulum*, *Loeskyphnum (Drepanocladus) badium*, *Scorpidium trifarium*, *Calliergon sarmentosum*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Hylocomium splendens*; from younger, subarctic beds of Ludwinow, e. g. *Ceratodon purpureus* var. *paludosus*, *Dicranella cerviculaia*, *Pohlia nutans*, *Aulacomnium palustre* var. *imbricatum*, *Rhytidium rugosum*, *Ptilium crista-castrensis*, etc.

The whole flora and fauna of these deposits is that of the arctic tundra. Most of the species, with the exception of *Loeskyphnum badium*, which has never been found fossil or living elsewhere in the Carpathians or the Alps, are arctic-alpine. The most southern are *Neckera complanata*, *Isothecium myurum* and *Thuidium delicatulum*, but the last is the only one which never occurs above the present timber line in arctic Europe and in the Alps.

Many of the most frequent mosses of these and the younger glacial floras are oligoxyphilous (calciphilous) bog plants, especially the species of *Mnium*, *Cinclidium*, *Meesea*, *Paludella*, *Helodium*, *Drepanocladus*, *Scorpidium* and *Calliergon*. These and other mostly circum-polar bog plants evidently reached the Carpathians and Alps during the Saxonian glaciation; some, like *Sphagnum Lindbergii* and *Aulacomnium turgidum*, only reached the eastern Alps; others, like *Cinclidium* and *Helodium*, extended to the western Alps. Probably during the same period, species of *Andreaea*, *Polytrichum*, *Arctoa*, *Encalypta*, *Grimmia*, *Conostomum*, *Timmia* etc. also reached the Pyrenees. Far fewer, e. g. *Clevea hyalina*, species of *Encalypta* and *Grimmia*, extended to the Caucasus, whilst Asiatic oreophytes (e. g. *Saelania*, *Oreas*, *Voitia*) settled in the Alps. Most of the Saxonian immigrants are now very rare in the southern countries.

§ 6. The Warm. Interglacial. From the longest and probably warmest interglacial period (Durntenian, Eemian, Yarmouthian etc) there are many records, especially from northern, central and eastern Europe, but few from Siberia and North America. The whole development of the interglacial vegetation is very like that of the postglacial¹⁾.

Interglacial mosses are known from many lignites (pressed peat) of Germany, Switzerland, France and other countries, from calcareous tufa (e. g. from Weimar in Germany, Tata in Hungary, Flurlingen in Switzerland, Lautaret in the French Alps), and from fluviatile and lacustrine deposits, including the diatom muds (Kieselgur) of northwestern Germany and Denmark. The commonly recorded species (seep. 301) will not be named here. Only from single interglacial deposits are recorded remains of *Ricciella fluitans* (Besac, Lüneburger Heide²⁾), *Pellia epiphylla* (Pont à Mousson³⁾), *Haplzia riparia*, *Lophozia Hornschuchiana* and *Jamesoniella Carringtoni* (Lautaret, DOUIN l. c.), *Plagiochila asplenoides* (Lautaret, Karrestobel⁴⁾), *Chiloscyphus polyanthus* (Karrestobel⁴⁾), *Odontoschisma sphagni* (Honerdingen⁵⁾), *Trichocolea tomentella* (Rodebaek, JESSEN l. c.), *Fruilandia tamarisci* (Ludwinow), *Dicranella crispa* (Herning, JESSEN l. c.), *Dicranum majus* (Klinge⁶⁾), *Gymnostomum calcareum* (Güntenstall⁷⁾), *Didymodon tophaceus* (Tata, Flurlingen), *Tortula muralis* and *Encalypta vulgaris* (Weimar⁸⁾), *Rhacomitrium fasciculare* (Herning), *Fissidens cristatus* (Güntenstall, Karrestobel) and *taxifolius* (Wangen, JEANNET l. c.), *Mnium pseudopunctatum*, *stellare* and *subglobosum*

¹⁾ JESSEN and MILTHERS l.c., SZAFAER in Bull. Acad. Polon. 1925 and Ann. Pol. Geol. Soc. V 1928, GAMS in Zeitschr. f. Gletscherkunde XVIII 1930.

²⁾ BOULAY, Flore fossile du Bézac. Ann. Soc. sc. Bruxelles XI 1887.

H. W. DEWALL, Geologisch-biologische Studie über die Kieselgurlager der Lüneburger Heide. Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. 1928.

³⁾ BLEICHER et FLICHE, Recherches relatives à quelques tufs quaternaires du Nord. Est de la France, Bull. Soc. géol. France XVII 1889.

⁴⁾ K. BERTSCH, Eine interglaziale Flora aus Oberschwaben. Allg. Bot. Zeitschr. 1925.

⁵⁾ C. A. WEBER, Über die fossile Flora von Honerdingen und das nordwestdeutsche Diluvium. Abh. Naturw. Ver. Bremen XIII 1896.

⁶⁾ C. A. WEBER, Über die diluviale Vegetation von Klinge und über ihre Herkunft. Beibl. Engl. Bot. Jahrb. XL 1893.

⁷⁾ MEYLAN apud H. u. M. BROCKMANN-JEROSCH, Die fossilen Pflanzenreste des glazialen Deltas bei Kaltbrunn. Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. 1910.

⁸⁾ B. HERGT, Die Flora der Travertine von Weimar und Ehringsdorf. Weimar 1912.

(Denmark), *Philonotis caespitosa* (Wildhaus¹⁾), *Hedwigidium* cf. *imberbe* (Pianico-Sellere, AMANN l. c.), *Neckera pumila* (Pianico) and *pennata* (Ludwinow), *Isothecium myosuroides* (Altona and Jutland), *Anomodon longifolius* and *Thuidium Philiberti* (Güntenstall²⁾), *Thuidium antiquum* SCHIMPER (Mörschwil, perhaps identical with the former), *Lescuraea Breidleri* (Herning), *Amblystegiella confervoides?* (Kolding), *Campylium Sommerfeltii* (Grevinge), *Calliergon priscum* (SCHIMPER) (probably a form of *giganteum*) and *Hygrohypnum lignitorum* (SCHIMPER) DIXON (intermediate between *palustre* and *ochraceum*, like the former from Dürnten), *Brachythecium velutinum* (Ejstrup, Ludwinow, Pianico), *Scorpiurium deflexifolium* (Lautaret, DOUIN), *Eurhynchium strigosum* (Hollerup), *Plagiothecium silvaticum* (Ludwinow), *Stereodon reptilis?* (Honerdingen, Ingramsdorf³⁾), *Hylocomium brevirostre* (Wangen, also several postglacial deposits) and some others.

Most of these, and the other species of the interglacial flora which have not been mentioned, are now living in the same regions, exception being made of SCHIMPER's problematic species from the Swiss lignites and 3 very interesting species: *Jamesoniella Carringtoni* and *Scorpiurium deflexifolium* from the Lautaret tufa (DOUIN l. c.) and *Hedwigidium* cf. *imberbe* from Pianico (AMANN l. c.). These species, like *Buxus*, *Rhododendron ponticum*, *Pterocarya* and other phanerogams of the interglacial flora belong to the „atlantic-mediterranean-colchic”, preferably called the “oceanic” element, since *Jamesoniella Carringtoni* occurs at the present day not only in Scotland, the Orkneys and Faeröes, but even in Yunnan⁴⁾. *Scorpiurium deflexifolium* occurs from North Africa to France and *Hedwigidium imberbe* extends from the tropical and subtropical coasts to the Vosges, Britain and western Norway. It is most probable that this oceanic element was more widely distributed during the Cromerian and Eemian interglacial periods and that many disconnected areas of to-day may be explained as interglacial relicts.

¹⁾ A. HEIM u. H. GAMS, Interglaziale Bildungen bei Wildhaus (Kt. St. Gallen). Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich LXIII 1918.

²⁾ See note 7 from pag. 309.

³⁾ F. HARTMANN, Die fossile Flora von Ingramsdorf. Diss. Breslau 1907.

⁴⁾ NICHOLSON in Annales bryol. III p. 151 and Symbolae sinicae 1930.

This is certainly true of many "atlantic" or rather "oceanic" hepaticas of the genera *Anastrophyllum*, *Anastrepta*, *Jamesoniella*, *Mastigophora*, *Schisma* (= *Herberta*), *Chandonanthus*, *Pleurozia*, *Scapania planifolia*, etc. and among mosses of species of *Campylopus* and *Zygodon*. Special mention may be made of the curious "neoendemics" of the north eastern Alps: *Schisma Sendtneri*¹⁾ with a second recently discovered relict area in Thuringia, and *Brotherella Lorentziana*²⁾ with another in the Schwarzwald, also of the very curious mosses *Distichophyllum carinatum* and *Tayloria Rudolphiana*²⁾. Other interglacial relics not yet recorded as fossils are found in other countries, e. g. *Schistostega* in Russia³⁾, *Breutelia* in central Switzerland¹⁾, *Pachyfissidens grandifrons* and *Hyophila riparia*⁴⁾ in the Upper Rhine and its tributaries, perhaps also *Octodiceras Julianum* in the Thames. The explanation of these very curious isolations will be found in the papers cited below.

At the present day we know nothing of the interglacial moss flora of the Mediterranean and similar regions (e. g. California), but may suppose that between the Pluvials, corresponding to the northern glaciations, there were desert periods with large immigration of xerophytes and halophytes from the south and east.

§ 7. The Younger Diluvium. The younger diluvium comprises 2 or 3 glaciations (Warthe- and Weichseldrift, Mecklenburgian or Varsovian in northern Europe, the "great glaciation" and the Würmian in the Alps, the Illinoian, Iowan and Wisconsin in North America), one cold interglacial period (Aurignacian, series of Rixdorf and Skaerumhede, Sangamon of America) and several interstadial periods. The Mousterian glaciation (Illinoian) between the warm oceanic intrusion of the Eemian and the cold one of Skaerumhede seems to have been of shorter duration and less continental character than the Saxonian and Mecklenburgian. To that glaciation

¹⁾ GAMS in Revue bryol. III 1930 and Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. III 1931.

²⁾ GAMS in Annal. bryol. I 1928 and V 1932.

³⁾ GAMS in Pflanzenareale II 1928, SHADOVSKY in Ochrona prirody 1928, LAZARENKO in Mem. Acad. Ukraine XV 1929.

⁴⁾ GAMS in Schr. Ver. f. Gesch. d. Bodensees 1926 and Verh. Intern. Ver. f. Limnol. 1927.

probably belong the arctic beds of Hoxne in England, Marga¹⁾ and Borna²⁾, perhaps also Hünxe and Datteln on the Ruhr²⁾, Marsberg³⁾ and Steinbach near Oos⁴⁾ in Germany. Species of *Sphagnum* (e.g. *cuspidatum* and *papillosum*) are especially frequent at Borna, the north atlantic *imbricatum* occurs also at Borna, Steinbach and several Danish localities), moreover *Drepanocladus* (several forms of *revolvens*, *exannulatus*, *Sendtneri* etc.), *Scorpidium* and *Calliergon* (*lycopodioides* at Borna and Datteln, *scorpioides* at Borna, Datteln and Hünxe, *turgescens* at Datteln, *trifarium* at Hünxe, *giganteum* in many localities, *Richardsonii* at Borna, *sarmentosum* at Hoxne, *stramineum* at Marsberg). The remaining flora is mixed with arctic species (e.g. *Pohlia rutilans* at Marga, *Desmatodon latifolius* var. *muticus*, *Mnium hymenophylloides*, *Cinclidium arcticum* and *Philonotis tomentella* at Borna, *Helodium lanatum* at Marsberg) and more southern or atlantic ones (e.g. *Pylaisia polyantha* from Borna and Altona, *Antitrichia* and *Neckera complanata* from Hünxe, among phanerogams, e.g. *Elisma natans* and *Myrica gale* from Marga). Among the other mosses (about 45 are known) from the "mammoth flora" of Borna as recorded in WEBER's beautiful monograph and in MOENKEMEYER's⁵⁾ paper, *Timmia megapolitana* may be mentioned. This moss is also known from Pestshanka near Leningrad. The whole flora is clearly less arctic than the Saxonian floras of Böhlen, Ludwinow, etc.

The following cool interglacial period of the Aurignacian is represented especially by the younger lignites of the Alps and by the famous marine deposits of Skaerumhede as well as by contemporary ones in Denmark. The moss flora of the younger lignites is rather poor, it is chiefly composed of the most common bog species of *Drepanocladus*, *Scorpidium*, *Calliergon* and *Sphagnum*, which all also occur in the deposits of Jutland. Very common and often dominant are *Calliergon giganteum* (e.g. at Wasserburg am Inn and Skaerumhede) and *Scorpidium scorpioides*. The moss flora of Skaerum-

¹⁾ F. FIRBAS u. R. GRAHMANN, Über jungdiluviale und alluviale Torflager in der Grube Marga bei Senftenberg (Niederlausitz). Abh. Sächs. Akad. XL 1928.

²⁾ C. A. WEBER, l.c.

³⁾ H. HESMER, Pollenanalysen eines glazialen Torfes bei Marsberg i. Westf. Ber. Deutsch. Bot. Ges. XLVII 1929.

⁴⁾ P. STARK, Die Flora der Schieferkohle von Steinbach bei Oos. Beibl. Engl. Bot. Jahrb. CXV 1914.

⁵⁾ G. A. WEBER l.c. and MOENKEMEYER in RABENHORST IV 1927 p. 56.

hede (HESSELBO l. c.) is one of the richest (76 species) and contains several arctic and subarctic species not known elsewhere as fossils, e. g. *Oncophorus virens*, *Dicranum congestum* (also at Herning), *Encalypta alpina*, *Pohlia commutata* and *cucullata*, *Bryum cirratum*, *crispulum*, *cyclophyllum* and *neodamense* var. *ovatum*, *Mnium curvatum* and *serratum*, *Cinclidium arcticum* (also recorded at Borna) and *latifolium*, *Timmia bavarica*, *Orthothecium cf. chrysaeum*, *Cratoneuron decipiens* (also recorded from Oxfordshire), *Hygrohypnum dilatatum* and *molle* (also recorded from Oxfordshire), *Stereodon revolutus* (also recorded from Scania), etc.

The flora of the Siberian mammoth remains as studied by SUKATCHOFF, TOLMATSHOF and others (see CAMUS l. c.) is very like that of the European Aurignacian and contains both arctic-alpine species (e. g. *Polytrichum sexangulare*) and more southern ones, indicating that the climate of the southern border of the tundra was then rather more favourable than at present and that these remains might date from an interglacial period.

The largest amount of material represented in glacial floras is known from the last glaciation (Weichsel, Würm and Wisconsin drift) and the late glacial oscillations (Mecklenburgian, Daniglacial, Gotiglacial etc.) especially the former which has been investigated by NATHORST in Southern Sweden¹⁾, northern Germany²⁾, Estonia, Switzerland³⁾ etc.

Mosses are frequent in most of these "Dryas floras", but among them only 5 hepaticas are known: *Marchantia polymorpha* (Nörre Lyngby⁴⁾), *Riccardia pinguis* (3 Baltic localities), *Metzgeria furcata* (Scania, Niederweningen⁵⁾), *Sphenolobus minutus* (Scania) and *Lo-*

¹⁾ A. G. NATHORST, Om några arktiska växtlemningar i en sötvattenslera vid Alnarps i Skåne. Lunds Univ. Aarsskr. VII 1870; Den arktiska florans forna utbredning i länderna öster och söder om Östersjön. Ymer 1891.

²⁾ NATHORST and RANGE l.c.

³⁾ C. SCHROETER, Die Flora der Eiszeit. Neujahrsh. Naturf. Ges. Zürich LXXXV 1883. — FRUEH u. SCHROETER l.c. p. 297.

⁴⁾ A. JESSEN og. V. NORDMANN, Ferskvandslagene ved Nörre Lyngby. Danm. Geol. Unders. II 29, 1915.

⁵⁾ E. NEUWEILER, Die Pflanzenreste aus den Pfahlbauten am Alpenquai in Zürich und von Wollishofen sowie einer interglazialen Torfprobe von Niederweningen (Zürich). Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LXIV 1919.

phozia incisa (Niederweningen¹⁾). *Sphagna* are scarce, e. g. *Sph. fuscum* (in northern Russia²⁾), *rufescens* (Kiel), *recurvum* and *cymbifolium* (Lobstädt³⁾), Niederweningen¹⁾), *subsecundum* and *magellanicum* (Reichermoos⁴⁾), *papillosum* (Borna-Lobstädt³⁾), Reichermoos⁴⁾) etc.

Several records are known of *Pogonatum urnigerum* (2 in Denmark), *Polytrichum juniperinum* (4) and *strictum* (3), *Ditrichum flexicaule* (5), *Distichium capillaceum* (6), *Ceratodon purpureus* (7), *Tortella tortuosa* (3), *Tortula ruralis* (6) and *aciphylla* (4), *Encalypta rhabdocarpa* (4); *Leptobryum pyriforme* (2 in Denmark), *Pohlia nutans* (5), *Mniobryum albicans* (3), *Bryum pallens* (4), *ventricosum* (10) a. o., *Mnium punctatum* (5), *affine* (4), *Seligeri* (2) and *rostratum* (2), *Aulacomnium palustre* (9) and *turgidum* (2 in Denmark and 2 in Karelia), *Paludella* (4), *Meesea trichodes* (2), *triquetra* (9) and *longiseta* (4), *Philonotis fontana* (10), *Timmia norwegica* (3), *Fontinalis antipyretica* (about 5), *Climaciumpendroides* (9), *Pleurozium Schreberi* (3), *Thuidium abietinum* (7) and other sp. (4), *Helodium lanatum* (7, Fig. 3), *Cratoneuron glaucum* (4, mostly *falcatum*), *filicinum* (7) and *decipiens* (2), *Amblystegium serpens* (4), *Leptodictyum riparium* (3), *Campylium stellatum* (11), *protensum* (2), *polygamum* (6) and *chrysophyllum* (2), *Drepanocladus vernicosus* (3), *fluitans* (14), *exannulatus* (14), *revolvens* (12), *intermedius* (8), *aduncus* s. lat. (10) and *Sendtneri* (5), *Scorpidium scorpioides* (12) *turgescens* (7) and *trifarum* (12), *Calliergon giganteum* (18), *cordifolium* (6), *sarmentosum* (3, the Schussenried specimens belong to *giganteum*) and *stramineum* (4), *Acrocladium cuspidatum* (7), *Hygrohypnum molle* (2), *Tomentypnum nitens* (6), *Scleropodium purum* (2), *Brachythecium Mildeanum* (2) and *rutabulum* (2 in England), *Stereodon cupressiformis* (2), *callichrouus* (2), *arcuatus* (2) and *revolutus* (2), *Rhytidium rugosum* (2) and *Hylocomium splendens* (6).

¹⁾ E. NEUWEILER, Die Pflanzenreste aus den Pfahlbauten am Alpenquai in Zürich und von Wollishofen sowie einer interglazialen Torfprobe von Niederweningen (Zürich). Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LXIV 1919.

²⁾ G. I. ANUFRIEV, A short account of the stratigraphy and plant associations of sphagnous bogs in the environs of Leningrad. Acad. Leningrad 1930.— K. K. MARKOV in Transact. Geol. and Prospect. Serv. U.S.S.R. 117, 1931.

³⁾ H. A. WEBER, Über spät- und postglaziale lakustrine und fluviatile Ablagerungen in der Wyhraniederung bei Lobstädt und Borna. Abh. Naturw. Ver. Bremen XXIX 1918.

⁴⁾ K. BERTSCH, Paläobotanische Untersuchungen im Reichermoos. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemb. LXXX 1925.

Single records of the following mosses have been made: *Polytrichum alpinum* and *commune* (Denmark), *Dichodontium pellucidum* (Wolvercote in Oxfordshire, intergl. in Jutland and Switzerland), *Dicranoweisia crispula* (Kunda), *Oncophorus* sp. (Nørre Lyngby),

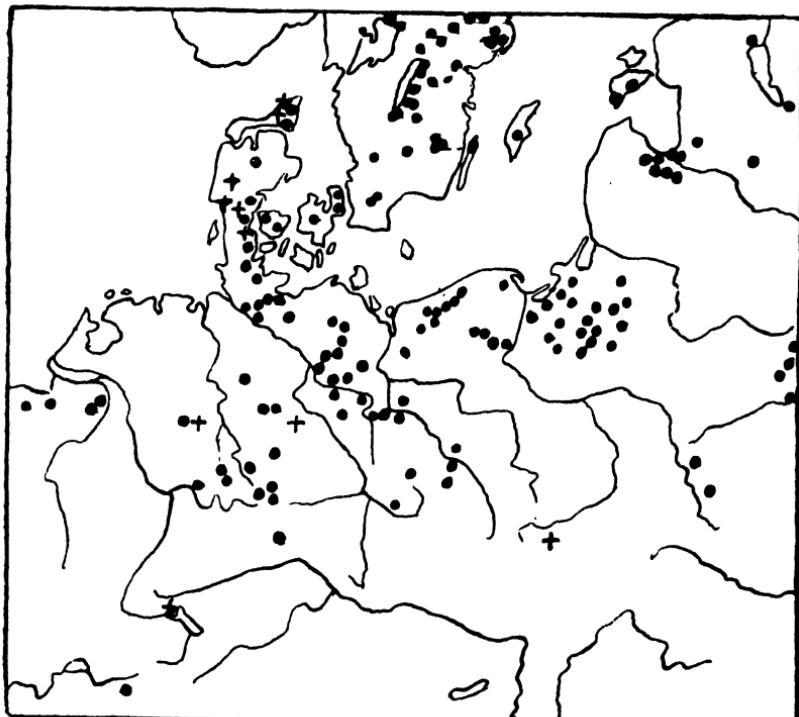


Fig. 3. *Helodium lanatum* as a subarctic bog moss. Dots = present distribution (partly after HERZOG), crosses = quaternary remains.

Dicranum Bergeri (Reichermoos), *Didymodon rubellus* (Lea Valley, 3 interglacial loc.) and *rigidulus* (Marggrabowa), *Pohlia cruda* (Alleröd) and *annotina* (Scania), *Bryum erythrocarpum* (Wolvercote) and *lacustre* (Scania), *Meesea Albertini* (Niederweningen), *Orthotrichum diaphanum* (Lea Valley), *Homalia trichomanoides* (from Wolvercote in Oxfordshire, elsewhere found only in pre-, inter- and postglacial deposits), *Heterocladium squarrosum* (Rossitten in Latvia), *Thuidium recognitum* (Tolpolovo near Leningrad), *Pseudoleskeia atrovirens* (Krutzelried), *Amblystegium Kochii* (Wolvercote), *varium* and *fallax*

var. spinifolium (both from Nusse), *Campylium insubricum* (FARNETI) DIXON (Pavia, Krutzelried), *Drepanocladus uncinatus* (Alleröd), *Scorpidium lycopodioides* var. *latifolium* (Skaerumhede, Tolpolovo), *Loeskyphnum badium* (Kunda), *Calliergon Richardsonii* (Federsee) and *diluvianum* (SCHIMPER) DIXON (Signal de Bougy, near Lausanne), *Hygrohypnum alpinum* (Nusse), *ochraceum* (Scania) and *Taramellianum* (FARNETI) (Pavia), *Brachythecium glareosum* (Wolvercote) and *reflexum* (Nørre Lyngby), *Eurhynchium praelongum* and *speciosum* (Wolvercote), *Stereodon fastigiatus* and *Vaucherii* (Lea Valley).

The European late-glacial floras are clearly less arctic than the Saxonian ones and less oceanic than the Mousterian ones. They are more continental especially in the east and in central Europe, but less continental in England and on the lower Rhine. The former connection between the arctic and the alpine regions was already interrupted at this period.

The only extinct species recorded from central Europe are 3 problematic *Amblystegiaceae* (*Campylium insubricum*, *Calliergon diluvianum*, *Hygrohypnum Taramellianum*).

In the Mediterranean region, the last Pluvial period was again favourable for the old tertiary relicts, from which several are preserved in the tufa deposits of southern France¹⁾, Italy and other countries. From probably pluvial peat of Ripetta near Rome, BRIZI records 25 mosses, among these 2 new ones: *Dicranum Clericii* and *Rhynchosstegium orthophyllum*.

§ 8. Postglacial Development. The number of mosses known only from postglacial deposits is remarkably few and many of these may have been overlooked in older deposits, e. g. *Sphagnum fuscum* and *molluscum*, *Andreaea Rothii* and *Blindia acuta* (both from Scotland²⁾), *Gymnostomum rupestre* and *curvirostre* and *Barbula fallax* (from

¹⁾ BOULAY, Notice sur la Flore des tufs quaternaires de la Vallée de la Vis. Ann. Soc. s. Bruxelles XI 1887. — J. BRAUN-BLANQUET, L'Origine et le Développement des Flores dans le Massif Central de France. Ann. Soc. Linnéenne Lyon LXVIII 1921.

²⁾ H. N. DIXON, Some „Neolithic” Moss remains from Fort William. Ann. Scott. Nat. Hist. 1910. — CH. CHESTERS, On the peat deposits of Moine Mhor. Journ. of Ecol. XIX, 1931.

calcareous tufa ²⁾), *Splachnum vesculosum* (river deposits of northern Sweden ³⁾), *Fontinalis squamosa* (lake deposits near Innsbruck), *Rhytidadelphus loreus* (Britain ¹⁾, Alaska ⁴⁾), *Hylocomium umbratum* (Sweden ³⁾) etc.

At the beginning of the Postglacial period, several arctic and subarctic species were more widely spread than to-day, e. g. *Scorpidium trifarium* ⁵⁾ and *turgescens* ⁶⁾, *Helodium lanatum* ⁷⁾, *Meesea triquetra* and *longiseta* ⁷⁾.

During the warm postglacial period, southern and oceanic species reached higher latitudes and altitudes than at present. This is particularly the case with *Octodiceras Julianum* ⁸⁾ from Parkanojoki in Finland, 2° north of the northermost localities in Finland and Sweden. *Hyocomium flagellare* (in France ⁹⁾ and Scotland ¹⁾, *Plagiothecium undulatum* (in Scotland ¹⁾), *Rhytidadelphus loreus* (in Britain and Alaska ⁴⁾) and *Hylocomium umbratum* (in Sweden ³⁾) are only found as fossils from the warm postglacial time. *Sphagnum imbricatum* occurred in Germany and Holland ¹⁰⁾) much more frequently during the

¹⁾ H. N. DIXON, Some „Neolithic” Moss remains from Fort William. Ann. Scott. Nat. Hist. 1910. — CH. CHESTERS, On the peat deposits of Moine Mhor. 1910. Journ. of Ecol. XIX, 1931.

²⁾ H. W. REICHARDT, Über das Alter der Laubmoose. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien X 1860. — F. COHN, Über die Entstehung des Travertin in den Wasserfällen von Tivoli. N. Jahrb. f. Mineral., Geol. u. Paläontol. 1864. — J. FRUEH, Zur Geologie von St. Gallen und Thurgau mit besonderer Berücksichtigung der Kalktuffe. Ber. St. Gall. Naturw. Ges. (1884/5) 1886. — R. SERNANDER, Svenska kalktuffer. Geol. Fören. Förh. XXXVIII 1916. — S. THUNMARK, Bidrag till kännedomen om recenta kalktuffer. Ibidem XLVIII 1926.

³⁾ G. ANDERSSON, Svenska växtvärldens historia. Stockholm 1896 (german in Engl. Bot. Jahrb. XXII 1896).

⁴⁾ W. S. COOPER, The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska. Ecology IV 1923.

⁵⁾ FRUEH u. SCHROETER l.c. p. 366—369, PAUL in Ber. Bayer. Bot. Ges. 1932.

⁶⁾ H. PAUL, *Hypnum turgescens* T. Jensen. Kryptogam. Forsch. d. Bay. Bot. Ges. VI 1924. — GAMS, Zur Geschichte einiger Wassermoose. Verh. Intern. Ver. Limnol. III. 1927.

⁷⁾ STARK 1925—27 l.c., especially 1925 p. 68/69, 1927 p. 163/165.

⁸⁾ H. LINDBERG in HERLIN, Meddel. Soc. Fauna et Flora Fenn. XXII and ANDERSSON in Bull. Comm. géol. Finl. VIII 1898.

⁹⁾ E. GADECEAU, Les Forêts submergées de Belle-Ile-en-mer. Bull. Biol. France LIII 1919.

¹⁰⁾ B. POLAK, Een onderzoek naar de botanische samenstelling van het Hollandsche veen. Amsterdam 1929.

Tapes-Litorina-transgression than it does today. Remains of *Homalia trichomanoides* (in Norway and Sweden) and *Antitrichia curtipendula* (in Alaska, Britain and Fennoscandia) are particularly frequent from that period. Fossil remains from the warm postglacial period often occur in northern countries (e. g. in Scandinavia, Siberia and Alaska) and in the Alps in "interglacial facies" covered by recent glacial deposits.

Other postglacial migrations may be deduced from the present distribution, e. g. in the Alps, where oceanic and sub-oceanic species, like *Sphaerocarpus texanus*, *Fissidens Bambergeri*, *Timmiella anomala*, *Glyphomitrium polyphyllum*, *Funaria mediterranea*, *Schistostega*, *Thamnium*, *Fabronia*, etc.¹⁾ inhabit quite isolated areas which during the last glaciations were ice-covered. These could only have been reached under warmer postglacial conditions. For example *Schistostega* which to-day does not extend above 2100 m in the Alps, in postglacial time, surmounted several passes of 2100—2500 m.

Some neoendemics of Scandinavia and the Alps, especially among the *Brya*, are also only known from glaciated areas and are therefore of postglacial, and probably hybrid, origin.

The influence of man, as indicated by the frequent occurrence of *Marchantia*, *Ceratodon*, *Funaria*, *Leptobryum* etc. on burned places, by the destruction of moors, by the extermination of wild mammals and other factors on which the existence of *Splachnaceae*, etc. depend, is evident and will not be discussed here.

§ 9. Glacial Relics in the present moss flora. The problem of glacial relics has been frequently treated by bryologists. Arctic and alpine mosses occur in southern and lower regions especially in the following stations:

1) In cold lakes and fens. An example of this is shown by *Scorpidium turgescens* (Fig. 2) and *Calliergon Richardsonii* in the Baltic countries, Germany and Switzerland. Nobody who is acquainted with their actual and former distribution would contest the validity of the inference that they are true survivors of the glacial period.

¹⁾ MORTON u. GAMS, Höhlenpflanzen. Wien 1925. — AMANN l.c. and my papers cited p. 811.

2) In bogs. We must distinguish between old bogs (generally less acid), and younger moors. We may expect to find true glacial relict species only in the oldest bogs, especially in relatively cold spring bogs, e. g. various species of *Bryum*, *Mnium*, *Cinclidium*, *Meesea*, *Paludella*, *Catoscopium*, *Helodium* (Fig. 3), *Scorpidium*, *Calliergon*, *Tomentypnum* etc. and possibly *Splachnaceae* originally introduced by ur-oxen and bisons. Unglaciated and less glaciated regions are particularly rich in bog relicts, e. g. Ireland, southern England, western Norway, Bohemia, Bavaria and the Austrian Alps (here, e. g. *Sphagnum Lindbergii* and *Aulacomnium turgidum* occur). Arctic societies are also preserved in the neighbourhood of the largest alpine glaciers: in the Hohe Tauern, Engadine, Saas Fee in Valais (here among others *Mnium subgloboseum* and *rugicum*, *Helodium lanatum* (Fig. 3) and other arctic mosses discovered by AMANN occur).

Raised bogs are generally younger and rarely contain true glacial relict species. *Sphagna* are scarce both in the arctic and alpine regions of to-day and in the glacial deposits. Most of the present *Sphagneta* originated long after the retreat of the last glaciation, and an analogous time relation is shown by many interglacial peat profiles. *Phragmiteta* and *Magno-Cariceta* also are generally still less favourable for the preservation of glacial relicts, except in southern regions (Mediterranean, steppe regions), where other bogs are rare or absent.

3) On rocks, especially erratic blocks. The persistence of glacial mosses on erratic boulders has often been assumed, e. g. by CHRIST 1879, SCHROETER 1883 and KLINGGRAEFF 1893, but has never been proved. In some cases such an explanation is possible, e. g. for *Andreaea* in northern Germany, in many others, it is most improbable, because:

- a) Blocks on glaciers are generally free from mosses.
- b) They frequently become enveloped in boulder clay and gravel and are only exposed by postglacial erosion at a much later period.
- c) The presumed relict species are generally not truly arctic-alpine species, e. g. *Dryptodon Hartmanni* and *Hedwigia albicans* on siliceous blocks in central Europe, *Barbula icmadophila* and *Cratoneuron glaucum* on limestone in southern Finland. The localisation of these species is determined only by the chemical proper-

ties of the rocks. Therefore most bryogeographers, e. g. KOTILAINEN¹⁾ in Finland, LIMPRICHT, PAUL²⁾ and KOPPE³⁾ in Germany, AMANN⁴⁾ and MEYLAN⁵⁾ in Switzerland, reject the relict theory of their occurrence.

§ 10. The History of the oceanic and continental element. At the present time, the history of the great majority of moss elements, as defined by HERZOG, IRMSCHER, K. MUELLER, PODPERA etc., is unknown. The scarcity or absence of dated remains makes all direct attempts to elucidate the history of tropical and xerophilous mosses hopeless. Indirect attempts may however be made by consideration of the present distribution and relationship of the living mosses and the geological history of other plants and animals with similar distribution. Some suggestions about the two most extreme components of the existing moss flora, with especial reference to Europe, may conclude this chapter.

The "Pacific", "Indomalayan", "Macaronesian", "Atlantic", "West-Mediterranean" and "Colchic" elements are certainly derived from the oldest element, the oceanic or hygrothermic. This is to-day very widely spread in the tropics and along the coasts of the southern hemisphere. To it belong probably all the Archegoniatae from the Devonian, all the bryophytes from the Carboniferous of England and France and most of those from the European and American Mesozoic. Oceanic origin is certain for most of the *Hepaticae*, *Sphagna* and many *Musci*, especially the *Dicranales* and *Isobryales*, even for genera widely distributed in arctic regions at the present day, e.g. *Dicranum*, *Campylopus*, *Rhacomitrium*, *Breutelia* and *Rhacocarpus*. The actual area of oceanic genera and species is often discontinuous. This isolation has three main causes:

¹⁾ M. J. KOTILAINEN, Über das boreale Laubmooselement in Ladoga-Karelien. Ann. Soc. zool.-bot. Vanamo XI 1929.

²⁾ H. PAUL, Zur Geographic der deutschen Laubmose. Engl. Bot. Jahrb. L 1914.

³⁾ F. KOPPE, Das montane Element in der Moosflora von Schleswig-Holstein. Ann. bryol. II 1929.

⁴⁾ J. AMANN, Woher stammen die Laubmose der erratischen Blöcke der schweizerischen Hochebene und des Jura? Ber. Schweiz. Bot. Ges. IV 1894.

⁵⁾ G. MEYLAN, La Flore bryologique des blocs erratiques du Jura. Bull. Soc. vaud. sc. nat. XLV 1912.

- a) The development of arid regions with dry and alkaline soils (most oceanic plants are calcifuge) especially during the Permian, Triassic, Tertiary and Quaternary periods.
- b) The shifting of the continents, as shown by HERZOG¹⁾ and IRMSCHER²⁾.
- c) The palaeozoic and quaternary glaciations.

Areas formerly originally continuous became directly separated, by the intercalation of arid regions and by the shifting of continents and islands. Entire floras were destroyed by glaciations and others decimated by drastic selection. The warm Pacific, Atlantic, Mediterranean and Pontic coasts became refuges for hygrothermic species, and the nunatak regions of the mountains permitted the survival of more resistant hepaticas and mosses. Some species may have been sheltered by water (e. g. *Pachyfissidens* and *Hyophila*, see p. 311 note 4), by the snow cover (e. g. *Racomitrium lanuginosum*, *Mylia Taylori*, *Anastrophyllum*, *Chandonanthus*, *Schisma*, *Pleurozia* etc., see p. 311, note 1) or by clefts in the rocks (e. g. *Schistostega*, *Tetradontium*, and possibly *Distichophyllum*, see p. 311, note 2).

The xerophytic, calciphilous, therophytic and cleistocarpic mosses are quite certainly derived from hygrophytic, calciphobous, perennial and stegocarpic ancestors and are of relatively recent origin. Their most extreme development constitutes the continental or arid element. We cannot expect fossil records of most of these mosses, but may conclude from the quaternary vertebrate and molluscan fauna that the great glaciations, especially the Saxonian and the Mecklenburgian, favoured the immigration of steppe and desert plants in northern and western regions. The inference may be drawn that the xerophilous, and to a certain extent the therophytic hepaticas (e.g. various *Ricciaceae* and *Marchantiaceae*, especially *Exormothecea*, also *Fossombronia* etc.) and mosses (especially many *Trichostomaceae* and *Pottiaceae*, e. g. *Pleurochaete*, *Crossidium*, *Tortula*, *Pottia*, *Pterygoneurum* and the cleistocarpic ephemeroephyses) are possibly immigrants of these periods. Species of *Phascum*, *Acaulon*, *Tortula*, *Timmiella* etc. in the central Alps, in the western

¹⁾ Th. HERZOG, Die Moose Südbrasiliens als pflanzengeographische Zeugen. Schröter-festschr. Zürich 1925; Geographie der Moose 1926.

²⁾ E. IRMSCHER, Weitere Beiträge zur genetischen Pflanzengeographie unter besonderer Berücksichtigung der Laubmose. Mitt. Inst. f. allg. Bot. Hamburg VIII 1929. Manual of Bryology

Mediterranean countries etc., are examples of xeric relicts of these periods and of dry postglacial periods. The history of some alpine mosses of Altaian origin has been traced by the present author¹⁾.

In the Mediterranean, Pontic and Aralo-Caspian regions, the quaternary development was quite different from that in the northern regions: In the South humid pluvial periods correspond with the dry, continental glacial periods in the North, and arid periods with the relatively humid interglacial periods. During the quaternary changes, the northern border of the Mediterranean or Etesial zone showed probably the least alteration and therefore became the most important refuge of the ancient floral elements, especially the oceanic. The persistence of the rich floras of south-eastern Asia, the western Himalaya, the American Cordilleras, etc. to-day, is due to similar causes.

¹⁾ H. GAMS in *Annales bryol.* V 1932.

CHAPTER XII

BRYO-CENOLOGY (MOSS-SOCIETIES)

by
H. GAMS (Innsbruck).

§ 1. Aim, Development and Principal Papers. Bryology and Bio-cenology (or "Phytosociology") are international sciences; Bryocenology on the contrary, the study of the natural moss communities, has been developed almost exclusively in the Alps and in Fennoscandia. Pioneers were, e. g. UNGER, SCHIMPER and HEER in the Alps, WAHLENBERG and HAMPUS VON POST in Sweden. The subject was established in the years 1850—1870 by the consolidators of alpine bryology: J. R. LORENZ¹⁾, L. v. HEUFLER and A. KERNER in Austria, O. SENDTNER, P. G. LORENTZ and L. MOLENDÖ²⁾ in Bavaria, W. PFEFFER³⁾ in Switzerland. J. R. LORENZ gave in 1858 the first exact definitions of moss societies. MOLENDÖ (1865) and PFEFFER (1869) were, so far I know, the first bryologists who classified all mosses known from their regions into "substratum groups" with particular reference to the species forming "Massenvegetation" (a term still familiar to German bryologists).

From about 1870 to 1915, most alpine ecologists with the exception of a few bryologists (AMANN, HERZOG, MEYLAN, PAUL and others) neglected moss and lichen communities.

In Finland and Sweden there has been a more continuous development among the disciples and followers of NYLANDER, NORRLIN and

¹⁾ J. R. LORENZ, Allgemeine Resultate aus der pflanzengeographischen und genetischen Untersuchung der Moore im präalpinen Hügellande Salzburgs. Flora 1858.

²⁾ P. G. LORENTZ, Beiträge zur Biologie und Geographie der Laubmose. München 1860. — LORENTZ u. MOLENDÖ, Beitr. z. Biol. u. Geogr. d. Laubmose II. Leipzig 1864. — L. MOLENDÖ, Moos-Studien aus den Algäuer Alpen. Jahresber. Naturh. Ver. Augsburg 1865.

³⁾ W. PFEFFER, Bryogeographische Studien aus den rhätischen Alpen. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 1869.

HULT¹), the founders of a more exact analysis of vegetation. Among the chief workers in Finland are CAJANDER, HÄYRÉN, KOTILAINEN, KUJALA etc, in Sweden ARNELL, SERNANDER, OSVALD, DU RIETZ etc. In other countries there have been rather isolated efforts, e. g. in Norway by NORDHAGEN, in Denmark by JENSEN and OLSEN, in Germany by H. and K. MÜLLER, LOESKE, QUELLE and SCHADE, in France by BOULAY and ALLORGE, in England by RICHARDS and WATSON, in the U. S. A. by COOPER and NICHOLS, etc. The further development of Bryocenology in Europe and the other continents is so intimately connected with that of general "Phytocenology" or "Phytosociology"²) that it cannot be treated here.

Principal Papers:

P. ALLORGE, Les associations végétales du Vexin français. Nemours 1922. — E. ALMQUIST, Upplands vegetation och flora. Acta phytogeogr. suecica I 1929. — J. AMANN, Les Mousses du Vignoble de Lavaux. Mém. Soc. vaud. Sc. nat. I 1922; Bryogeographie de la Suisse. Mat. Flore Cryptog. Suisse VI 1928. — H. W. ARNELL u. C. JENSEN, Die Moose des Sarekgebietes. Stockholm 1907. — W. S. COOPER, The ecological succession of mosses as illustrated upon Isle Royale, Lake Superior. Plant World XV 1912. — E. FREY, Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend. Bern 1922. — H. GAMS, Von den Foliatères zur Dent de Morcles. Beitr. z. geobot. Landesaufn. XV, Bern 1927. — K. GIESENHAGEN, Die Moostypen der Regenwälder. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, Suppl. 1910. — C. GREBE, Studien zur Biologie und Geographie der Laubmose. Hedwigia LIX, 1917. — E. HÄYRÉN, Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvrärminne. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica XXXIX 1914. — TH. HERZOG, Die Laubmose Badens. Bull. Herb. Boiss. 1904—6, p. 282—389; Die Bryophyten meiner zweiten Reise durch Bolivia. Biblioth. bot. LXXXVII 1916; Geographie der Moose. Jena 1926. — A. HESSELBO, The Bryophyta of Iceland. The Botany of Iceland, 1918. — A. HILITZER, Étude sur la végétation épiphyte de la Bohême. Publ. Univ. Prague 1925. — M. JÄGGLI, Il Delta della Maggia e la sua vegetazione. Beitr. geobot. Landesaufn. X 1922. — C. JENSEN, To jydske Mos-Associationer. Mindeskrift f. J. STEENSTRUP, 1913. — C. JENSEN, C. H. OSTENFELD, E. WARMING a.o., Botany of the Faer Øes. Copenhagen, Christiania and London 1901—8. — N. J. KATZ, Die grundlegenden Gesetzmässigkeiten der Vegetation und der Begriff der Assoziation. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen XVIII 1930. — FR. KOPPE, Moosflora der Grenzmark Posen-Westpreussen. Abh. Grenzmärk. Ges. Schneidemühl 1926. — M. J. KOTILAINEN,

¹) R. HULT, Försök till analytisk behandling af växtformationerna. Meddel. Soc. pro Fauna et Flora Fennica VIII 1881; Mossfloran i trakterna mellan Aavasaka och Pallastunturit. Acta Soc. pro Fauna et Flora fenn. III 1886; Die alpinen Pflanzenformationen des nördlichsten Finlands. Meddel. Soc. F.F.F.XIV 1887.

²) H. GAMS, Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LXIII 1918. — G. E. DU RIETZ, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala 1921. — A. G. TANSLEY, Practical Plant Ecology. London 1928, 2. impr. 1926. — J. BRAUN-BLANQUET, Pflanzensoziologie. Berlin 1928. — BEGER, DU RIETZ, LÜDI and others in ABBERHALDEN, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden XI 5, 1930—31.

Beobachtungen über die Moosvegetation und Moosflora in NW-Enontekiö in Lappland. Acta Soc. p. Fauna et Flora Fenn. LV 1924; Über das boreale Laubmooselement in Ladoga-Karelien. Ann. Soc. Vanamo XI 1929. — V. KUJALA, Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. Communic. Inst. quaest. forest. Finland X 1926. — C. I. LADYSHENSKAYA, Materials to the ecology of mosses in the neighbourhood of Peterhof. Journ. Russ. Bot. Soc. XII 1928 (Russian). — F. J. LEWIS, E. S. DOWDING and E. H. MOSS, The Vegetation of Alberta. Journ. of Ecology XVI 1928 and XVII 1929. — L. LOESKE, Die Moosvereine im Gebiet der Flora von Berlin. Abh. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg XLII 1900. — N. MALTA, Ökologische und floristische Studien über Granitblockmoose in Lettland. Acta Univ. Latv. I 1921; Die Kryptogamenflora der Sandsteinfelsen in Lettland. Acta Horti bot. Univ. Latv. 1926. — J. MASSART, Esquisse de la Géographie botanique de la Belgique Bruxelles 1910. — CH. MEYLAN, La Flore bryologique des blocs erratiques du Jura. Bull. Soc. vaud Sc. nat. XLVIII 1912 and I.VI 1926. — F. MORTON u. H. GAMS, Höhlenpflanzen. Speläol. Monogr. V, Wien 1925. — H. MUELLER, Geographie der in Westfalen beobachteten Laubmose. Verh. naturh. Ver. d. Preuss. Rheinl. XXI 1864. — K. MUELLER, Über die Vegetation des „Zastlerlochs“ und der „Zastlerwand“ am Feldberg, speciell über deren Moose. Mitt. Bad. bot. Ver. 1901. — G. E. NICHOLS, The vegetation of Connecticut. Torreya XIII—XIV and Bull. Torrey Bot. Club XLII—XLVII 1913—20. — R. NORDHAGEN, Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. Skr. Norsk. Vid. Akad. 1927/8. — F. OCHSNER, Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. LXIII 1928. — C. OLSEN, Studier over Epifyt-Mossernes Invandringsfölge (Succession) paa Barken af vore forskellige Traeer. Botanisk Tidskr. XXXIV 1916; Mosvegetationen, Maglemose i Grib Skov. Botanisk Tidskr. XXXVII 1920. — H. PAUL, Zur Geographie der deutschen Laubmose. Engl. Bot. Jahrb. I 1914. — F. QUELLE, Göttingens Moosvegetation. Diss. Göttingen, Nordhausen 1902. — P. W. RICHARDS, Ecological Notes on the Bryophytes of Middlesex. Journ. of Ecol. XVI 1928; Notes on the ecology of the Bryophytes and Lichens at Blakeney Point, Norfolk. Journ. of Ecol. XVII 1929. — A. SAPEHIN, Laubmose des Krimgebirges in ökologischer, geographischer und floristischer Hinsicht. Engl. Bot. Jahrb. XLV, Beibl. 104, 1911. — F. A. SCHADE, Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der Sächsischen Schweiz. Englers Bot. Jahrb. XLVIII 1912; Die kryptogamischen Pflanzengesellschaften an den Felswänden der Sächsischen Schweiz. Ber. Deutsch. Bot. Ges. XLI 1924. — H. WARÉN, Untersuchungen über Sphagnumreiche Pflanzengesellschaften der Moore Finnlands. Acta Soc. p. Fauna et Flora Fenn. LV 1926. — W. WATSON, The Bryophytes and Lichens of calcareous soil. Journ. of Ecol. VI 1918; The Bryophytes and Lichens of arctic-alpine vegetation. Journ. of Ecol. XIII 1925. — T. WISNIKWSKI, Les associations des Muscinées (Bryophyta) épiphytes de la Pologne, en particulier celles de la forêt vierge de Bialowicza. Bull. Acad. Polon. (1929) 1930. — E. ZFEDERBAUER, Die Moose und Flechten in den Versuchsbeständen im grossen Föhrenwald. Mitt. Forstl. Versuchsanst. Mariabrunn-Wien 1906.

§ 2. Growth forms and Life forms as ecological units. Since HUMBOLDT (1807) proposed the first system of physiognomical forms, all mosses have been considered by many ecologists, especially in northern Europe, as belonging to only one or two growth forms, which have been termed by WARMING¹⁾ "muscoid plants" (in-

¹⁾ WARMING, E. Om Planterigets Livsformer. Copenhagen 1903.

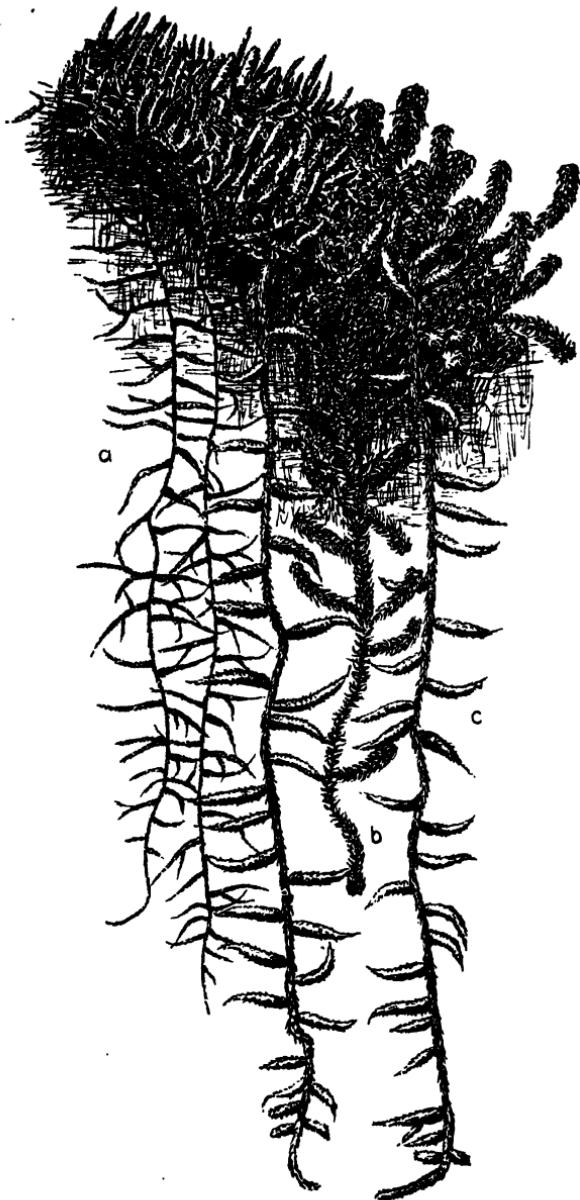


Fig. 1. Pendulous mosses from the mountain forest of Ceylon.
a *Papillaria semitorta*; b *Meteoriopsis reclinata*; c *Meteorium Miquelianum*. — Drawing by G. GEHEEB, after HERZOG.

cluding some Pteridophytes), by DU RIETZ (cited p. 324) "Eubryids" and "Sphagnids".

Life forms can be classified either morphologically (systems of WARMING, DRUDE etc., especially for mosses, of GIESENHAGEN 1910 and HERZOG 1916—1926), physiognomically (HUMBOLDT, GRISEBACH, HULT, REITER etc.) or ecologically (KERNER 1863, RAUNKIAER 1907, GAMS 1918, see p. 324). The complicated morphological systems are more adapted for physiological and phylogenetical than for biocenological purposes. Physiognomical groupings of mosses into life forms have been proposed by HULT 1881 (*Sphagnum-*, *Polytrichum-*, *Hylocomium-*, *Amblystegium-* and *Astrophyllum-form*), REITER 1885 (*Marchantia-*, *Sphagnum-* and *Polytrichum-form* only) and FREY 1921/2 (*Polytrichum-*, *Bryum-*, *Scapania-*, *Fontinalis-*, *Grimmia-*, *Leucobryum-*, *Sphagnum-*, *Hypnum-*, *Radula-* and *Marchantia-form*). HILITZER (1922) adds the *Orthotrichum-*, *Leucodon-*, *Plagiochila-* and *Metzgeria-form*, OCHSNER (1927) the *Pterigynandrum-* and *Isothecium-form*. All these authors took only the temperate and cold zones of Europe into consideration. From the more general systems of GIESENHAGEN (accepted, for instance by GOEBEL) and HERZOG may be named GIESENHAGEN's dendroid form (Bäumchenmoose, e. g. *Climacium*), pendulous form (Hängemoose, e. g. *Meteoriaceae* fig. 1 and 8) and feather form (Wedelmoose, e. g. *Hypopterygium*) and HERZOG's bud-form (Knospenmoose, e. g. *Phascum*).

The purely ecological systems abstract not only from phylogeny, but also from morphology and are more related with the old "habitat groups". LORENTZ, e. g. distinguishes (1860) the following habitat ("physical") forms of mosses:

- A. *Aquaticae*: 1. *Paludosae*, 2. *Fontanae*, 3. *Irroratae*, 4. *Natantes*,
5. *Fluctuantes*.
 - B. *Terrestres*. C. *Laxae*: 1. *Argillocae*, 2. *Humicolae*, 3. *Cavernosae*.
 - D. *Compactae*: 1. *Saxicolae*, 2. *Alpinae*, 3. *Nivales*, 4. *Demigratae*.
- Similar groups are described, e. g. by BOULAY¹⁾ GREBE 1917 and AMANN 1928.

An attempt at a purely ecological classification of all plants and animals as a basis for a completely natural and general system of vegetation has been made by the present author²⁾.

¹⁾ BOULAY, Études sur la distribution géographique des mousses en France 1877.

²⁾ 1918 paper cited p. 324 note 2.

The following groups include mosses:

- I. Floating, not fixed: *Errantia*, mosses only in the Pleuston (*Natantia*).
- II. Fixed on solid ground: *Adnata* with 3 chief groups: *Epipetria* on dry or wet, but not submerged rocks, *Epixylia* and *Epiphyllia* on terrestrial plants, *Nereidia* and *Amphinecidia* in water. The *Epixylia* and *Epiphyllia* are often called *Epiphytia* and comprise all the life forms treated by HILITZER and OCHSNER and many of those by GIESENHAGEN. Many of the most primitive bryophytes (e. g. *Cesia*, *Andreaea*, most of *Grimmiaceae* and FLEISCHER's *Isobryales*) belong to the *Epipetria*.
- III. On loose ground: *Radicantia*. Mosses are represented among 3 groups: *Xerogeophytes* (comprising RAUNKIAER'S *Therophytes* and *Geophytes*, the *Ephemerophytes* of many authors, most of HERZOG's Knospenmoose) with a generally dry resting period; *Hydrophytes* and *Helophytes* in water and on very wet soils; *Chamaephytes* comprising perennials on more or less dry soils.

As these life forms are derived without reference to phylogenetic characters, they contain other plants also, the *Pleuston* Algae, Hydropteridineae and Phanerogams, the *Adnata* especially Algae and Lichens, the *Xerogeophytes*, *Hydro-* and *Helophytes* vascular plants, the *Chamaephytes* lichens and vascular plants often in direct competition with mosses. It seems unsuitable for biocenological purposes to distinguish a much larger number of life forms, e. g. *orthotropic* and *plagiotropic* forms, as proposed by GIESENHAGEN, HERZOG, FREY and OCHSNER. Such a division will be of use only within single groups of *Epipetria*, *Epixylia*, *Chamaephytia* etc. The most useful groupings are those which characterise whole societies with intense competition and serve as a basis for a general system of vegetation.

§ 3. The Society as the fundamental Vegetation unit. With very few exceptions ("solitary mosses", e. g. *Buxbaumia*, species of *Rhodobryum* and *Pogonatum*) mosses are very social plants. Aggregations of individuals of a single species or several species belonging to the same life form are "societies". These lowest units of vegetation have been named "complexes" and "combinations" by LORENTZ (1858), "Genossenschaften" by KERNER, "Bestand" by HULT, SCHRÖTER and others, "Samlag" by WARMING, "clans", "colonies" and "families"

by CLEMENTS, "facies" by SCHADE, "elementary associations" by DRUDE (by others even "associations"), "synusiae" by GAMS, "convivia" by B. KELLER, "Einzelverbände" by HERZOG, etc. According to their form, size and stability, societies are called crusts ("Gekrust", KERNER), patches ("Flecken", HÄYRÉN), flocks ("Herden, Trupps"), cushions ("Polster"), festoons ("Krausen, Gehänge", HERZOG), short and tall swards ("Kurz- und Hochrasen"), felts ("Gefilz", KERNER), mats ("Matten"), carpets ("Teppiche") etc. Unstable, quite local flocks and cushions are termed by CLEMENTS¹⁾ "colonies" and "families" or "familes", stable ones "clans"; such as are found in specialized habitats (e. g. rotted trees, cow dung) by SERNANDER "edaphids".

It seems however better for classificatory purposes to distinguish not as many elementary units, as, e. g. CLEMENTS¹⁾ and DU RIETZ²⁾ did, and to call the elementary units simply "Society" in English and "Bestand" in German and Scandinavian. Some of the terms mentioned above may serve to indicate the physiognomy, size or stability of single societies, rather than their taxonomic value.

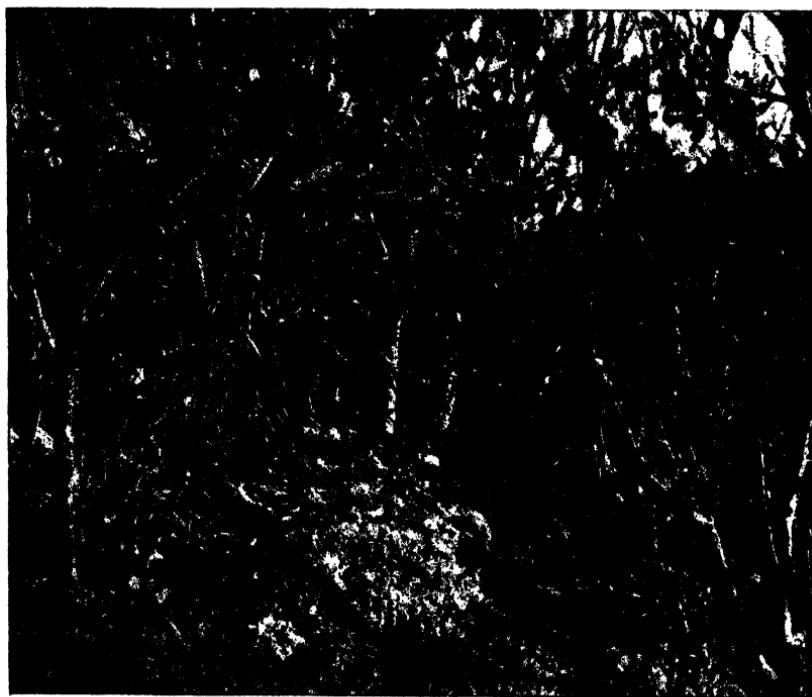
Concrete societies of the same type can be of very different size, e. g. mats or carpets of certain *Sphagna* and *Rhacomitria* cover surfaces of several square kilometers, but also occur, with the same floristic and ecological characters, as small patches or cushions among other epipetric, helophytic or chamaephytic vegetation. On rocks, various *Leucodontaceae*, *Neckeraceae*, *Lembophyllaceae*, *Stereodontaceae*, *Jubuleae* and other adnate mosses and lichens often form coverings and festoons of many square meters, on trees much less extended ones or small patches only. Many authors treat extensive dominant societies (e. g. of *Sphagnum fuscum* or *Rhacomitrium lanuginosum*, Fig. 2) as "associations" or even "formations", the smaller, fragmentary or less stable ones only as "cryptogamic societies", "layer societies" etc., but there is no essential difference between them: such a distinction can only be of practical value to, e. g. geographers.

The fundamental difference between the various vegetation units

¹⁾ F. E. CLEMENTS, Research Methods in Ecology. Lincoln 1905 ; Plant succession. Washington 1916.

²⁾ G. E. DU RIETZ in ABBERHALDEN'S Handbuch d. biol. Arbeitsmethoden and Svensk Bot. Tidskr. 1930.

does not lie in the size, stability or conspicuousness of the individual populations, or in the number of species, but in the degree of abstraction of the single concepts. From similar concrete societies we get by abstraction type-societies or Sociotypes



Phot. Verdoorn

Fig. 2. *Rhacomitrium lanuginosum* on one of the summits of the Gede-Volcano, restricted to open exposed spaces between *Vaccinium varingii/olium* (G. Sela, 2700 m, W. Java).

(Bestandestypen), from several floristically related types of the same region the Federation (Verband), from ecologically identical, but floristically different types of different regions the Isoecia.

Sociotypes are generally designed by the dominant species and the termination -etum, federations by the most representative genus (or species) and -ion (often also -etum). BRAUN-BLANQUET and his followers in Switzerland, France, Germany, Poland etc. characterise their "associations" (corresponding often to consociations, in many cases, especially of Epipetria and Epixylia, to sociotypes)

by more or less "faithful" (exclusive) rather than by dominant species and name not only the associations, but even the federations (-ia) and classes (-etalia) after such species. Such a procedure is however too arbitrary and tends to impede the further development of cenology. The higher divisions (orders or classes, "formions" and "panformions" of DU RIETZ) should be named only after their habitat and life forms.

§ 4. Sociations, Consociations, Association and Formation. The same society can be a seral or climax dominant (e. g. the *Rhacomitrium lanuginosum* of the Atlantic coasts) or only a subordinate part of composed vegetation dominated by lichens (e. g. *Rhacomitrium*-cushions in alpine *Gyrophoreta*) or most often by phanerogams (e. g. *Rhacomitrium*-carpets on rocks in forests, Fig. 2). Composite vegetation units or Phytocenoses, which agree in all constituent societies or synusiae, are now termed by the Swedish school "Sociations" (formerly "Associations"), such as agree only in one or two generally dominant phanerogam societies, "Consociations" and those formed by different, but ecologically and geographically related dominant societies "Associations". By abstraction from floristically different, but ecologically identical Consociations, we get the Isocenose, from all Associations or Isocoenoses with the same dominant life form and main ecology, the Formation in the sense most used at present.

The same moss society occurs as a rule in very different phanerogam sociations, consociations and associations, e. g. the *Pleurozietum Schreberi* and *Hylocomietum splendentis* in the most various heaths, scrubs and forests. If, e. g. forests or bogs are not classified by the dominant trees and shrubs, but by the undergrowth, we get different units, known especially in Finland as "twin formations" (HULT), "forest and moor types" (CAJANDER), "combination cycles" (WARÉN), Sweden ("series" of NILSSON, TH. FRIES, E. ALMQVIST etc.) and Russia ("homologous series" of KATZ). See fig. 3.

As bryophytes are never dominant in the higher composite formations (e. g. prairies, scrubs and woods), bryocenology cannot deal with these units as wholes, but with the societies and twin series characterised by certain chamaephytic, helophytic and epixylic moss societies.

Lycopodium annotinum
Calluna vulgaris
Vaccinium vitis idaea
Vaccinium myrtillus
Erica carnea

Sarothamnus scoparius
Anemone Hepatica
Oxalis acetosella
Asperula odorata
Poa nemoralis
Festuca ovina
Carex alba

	<i>Thuidium abietinum</i>	<i>Thuidium tamariscinum</i>	<i>Entodon orthocarpus</i>	<i>Scleropodium purum</i>	<i>Bryhynchium striatum</i>	<i>Brachythecium albicans</i>	<i>Pleurozium Schreberi</i>	<i>Rhytididadelphus rugosum</i>	<i>Rhytididadelphus lorenzii</i>	<i>Hylocomium splendens</i>	<i>Polytrichum commune</i>
<i>Lycopodium annotinum</i>	•					•	•	•	•	•	•
<i>Calluna vulgaris</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Vaccinium myrtillus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Erica carnea</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Sarothamnus scoparius</i>	•				•	•	•	•	•	•	•
<i>Anemone Hepatica</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Oxalis acetosella</i>	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Asperula odorata</i>	•			•				•	•	•	•
<i>Poa nemoralis</i>	•			•				•	•	•	•
<i>Festuca ovina</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Carex alba</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•

Fig. 3. Relative frequency of some widely distributed bryophytic twin series of Eurasia.

§ 5. Competition, Reaction, Correlation, Zonation and Succession.

The "adjustment of the plant to a new home" by germination, growth and reproduction is called by CLEMENTS "Ecesis", the process by which germules (diaspores) come to be grouped together, "Aggregation", the struggle between "more or less equal plants", that is to say individuals of the same life form, "Competition", the effect of a plant or plant community upon the habitat "Reaction". Competition and reaction are the main agents of "Stabilization", or when stabilization has not been reached, of Succession.

Most effective is the reaction of peat forming mosses, especially of *Sphagnum*. The most rapidly growing species, especially *S. revolutum* and *cuspidatum*, are very destructive to the mycorrhiza of conifers and other trees and by their rapid vegetative multiplication transform what were once forest floors into raised bogs (Hochmoore)¹⁾.

Moss societies, especially the closed ones, are often very homogeneous, more so than most societies of vascular plants. The homogeneity is due to the considerable "underdispersion" caused by vegetative multiplication and the strong competition of many individuals of similar size (see, e.g. NORDHAGEN's paper cited p. 325).

Different societies in a more or less stabilized phytocenose cohere by more or less strong "correlations", which express no kind of floristic relationship and should not be confounded with affinity. On acid bogs and heaths, these correlations are generally stronger than on less acid ones, especially by the reaction of dominant mosses (see examples in § 12). In woods, the reaction due to moss societies is much less than to that of trees and shrubs. Coniferous forests however generally have stronger correlations than leafy woods. The influence of shady trees on moss societies is often equal to that of rocks (see § 7 and 8).

External influences, the reaction of its own, or the invasion of new components may transform one society (or phytocenose) into another: this change is called succession and should not be confounded, as is often done, with zonation and alternance. In

¹⁾ See for instance E. MELIN, Studier över de Norrländska myrmarkermas vegetation. Uppsala 1917. — H. GAMS u. S. RUOFF, Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlaubruches. Schr. Physik.-ökon. Ges. Königsberg LXVI (1929) 1930.

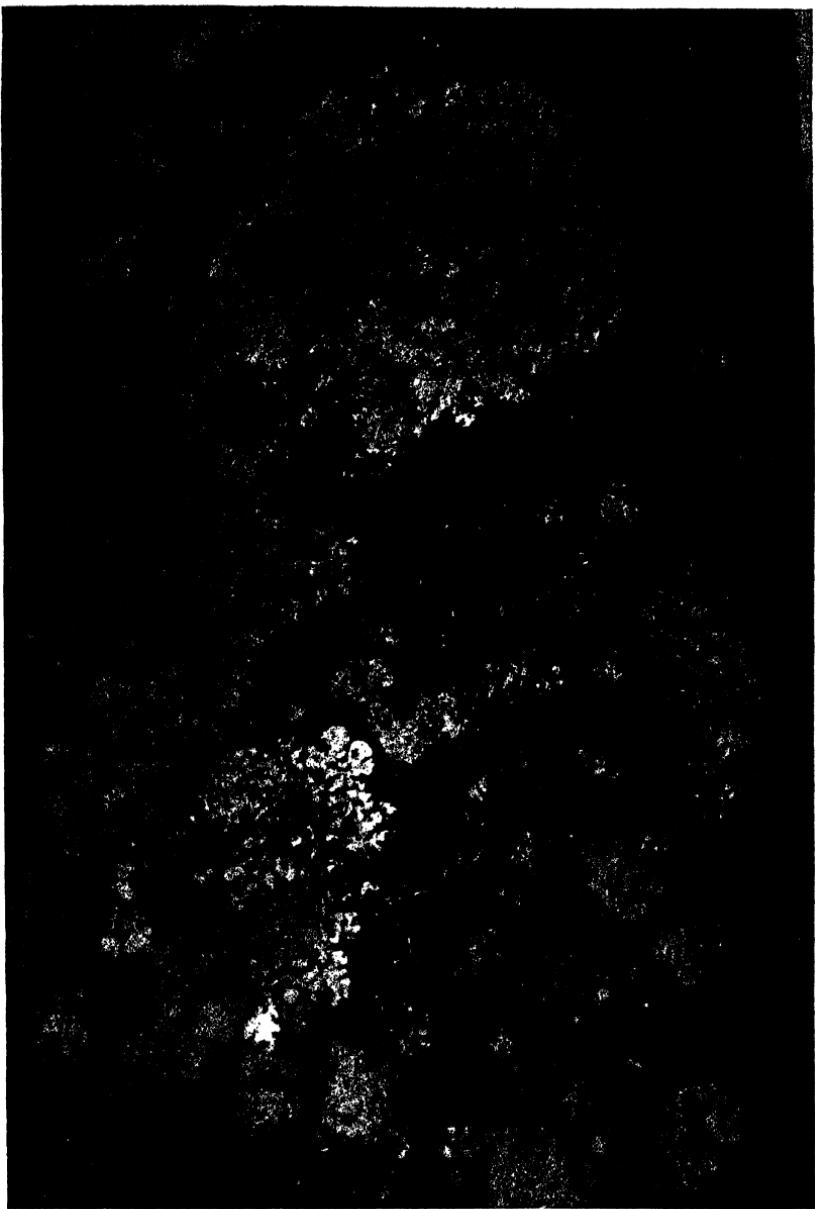
a complex habitat, e.g. a mountain slope with isolated rocks and different soils distributed irregularly, or a bog on calcareous ground with more acid patches, different societies and phytocenoses are combined by alternance, into regular complexes, e.g. on lake shores, river banks, around snow patches etc., by zonation. Examples are e.g. the *Cinclidotetum*-zone, *Brachythecium rivulare*-zone and *Hygrohypnum palustre*-zone of periodically dry rivulets, the *Fontinalis*-zone, *Hyophila*-zone and *Drepanocladus-Acrocladum*-zone of the basic lakes of Geneva and Constance, the *Archidietum*-zone and the *Rhacomitrietum*-zone of the acid lake Verbano. These zonations are quite stable; others may represent different stages of succession, e.g. in growing bogs.

In many successions, moss societies are of great importance in the initial or later seral stages, of minor in the final or climax stages. In "wet" successions (Hydroseres), the first stages are often dominated by algae and hepaticas, in "dry" ones (Xeroseres) by mosses and lichens. Both in epipetric, epixylic and bryochamaephytic successions, mosses often become suppressed by lichens (*Ochrolechia*, *Icmadophila*, *Diploschistes*, *Cladonia*, *Parmelia*, *Leptogium* etc.), later by vascular plants. This generalisation has been formulated as a "succession law" by WARMING (1895) and CLEMENTS (1905), but it was already familiar to WILLDENOW (1818), C. SCHIMPER (1857) and other phytogeographers. (See fig. 4).

Very common and interesting "biotic" successions with several stages formed by moss societies occur on rocks, living and rotting trees (many examples in § 8 and in the papers cited on p. 324), as well as in peat bogs (§ 12).

§ 6. Research Methods and Classification of Moss Societies. The methods of investigating of moss societies, especially of Bryochamaephytia, does not differ essentially from that of phanerogamous vegetation (see papers cited p. 324 note 2).

For qualitative analysis it is often necessary to collect larger samples. For quantitative analysis transect methods are often of more use than quadrat methods. In the latter the sample plots should never be larger than 1 m². For Epixylia and Epiphyllia (§ 8), the trees, or better, more or less homogeneous parts of single trees, serve as units, for Chasmophytia (§ 13) crevices of a certain length. Charts



Phot. Verdoorn

Fig. 4. Trunk of an exposed Palm (*Orcodoxa regia*), with a small round-leaved fern (*Cyclophorus nummularifolius*), and an orchid (*Dendrobium* sp.); *Frullania campanulata* (black patches) in competition with white lichens. Buitenzorg Botanic Gardens, W. Java, ca. 250 m.

like those drawn by KUJALA, OCHSNER and WISNIEWSKI are very useful. The ecological factors and the frequency, vitality and constancy of the single species are determined as in phanerogamous vegetation. The abstract types as units of classification are derived from a wide basis of concrete descriptions. The single units will be determined first by their qualitative and quantitative composition, especially by the dominant, most constant and most exclusive species (if such exist) and only ultimately by their ecological amplitude. This may be very large, as many societies grow on very different substrata, e. g. both on bark, rocks and thatched roofs, or on siliceous rocks, rotting trees and peat (e. g. *Georgieta* and *Campylopodeta*). The character of the habitat is however indispensable for the grouping of isoecies and other larger units.

In the following key I propose a general system corresponding to the main life forms:

1. Floating in stagnant water, not fixed by rhizoids: *Natantia* or *Pleuston* (§ 10).
- 1+. More or less fixed by rhizoids 2
2. On firm ground: *Adnata* 3
- 2+. On loose ground: *Radicantia* 5
3. Permanently or periodically submerged: *Nereidia* and *Amphinereidia* (§ 9)
 - 3+. Not submerged 4
 4. Confined to rocks *Epipetria* (§ 7)
 - 4+. On bark, wood and leaves (partly on rocks also): *Epiphytia* (*Epixylia* and *Epiphyllia*, § 8)
 5. Annual, biennial or at least with a dry resting period: *Xerogeophytia* (§ 11)
 - 5+. Perennial, generally without dry resting period 6
 6. Peat forming, on very wet or periodically inundated soil: *Helophytia* and *Amphiphytia* (§ 12)
 - 6+. Not peat forming, on dry or merely moist soil: *Bryochamaephytia* sensu lato 7
 7. On mineral soil generally with open vegetation or on special organic substrates: *Chasmophytia*, *Exochomophytia* and *Psammophytia* (§ 13)
 - 7+. On humus soil with more or less close vegetation: *Bryochamaephytia* s. str. (§ 14)

§ 7. Epipetria. Among the epipetric (or epilithic) societies there are two main groups: the obligate and the facultative, the latter also occurring on vegetable substrates. The oldest obligate *Epipetria* are certainly those confined to siliceous rocks, especially the various *Andreaeeta*. The primitiveness of the genus *Andreaea* and its maximal development in the southern hemisphere ($\frac{3}{4}$ of all species), especially on the Antarctic islands, suggests that these societies, which perhaps form only one federation, arose in connection with the palaeozoic glaciations of the southern hemisphere. In central Europe, *Andreaea petrophila* and other species grow exclusively epipetrically, often together with species of *Grimmia* (e. g. *unicolor*), *Racomitrium* (e. g. *protensum*), *Cesia* (= *Gymnomitrium*, e. g. *cincinnata*) and lichens (species of *Ephebe*, *Biatorella*, *Gyrophora*, etc.), in Arctic and Antarctic regions on loose ground also (e. g. *A. frigida* on snow patches), in the Andes as *Nereidia* also (e. g. *A. subnervis*).

Several exclusively epipetric federations are dominated by *Grimmiaceae*. Silicolous species reach the highest altitudes, e. g. *Grimmia incurva* 4569 m (an other 4638 m) in the Alps, *Gr. campestris* 5350 m in Kashmir, *Coscinodon trinervis* 5200 m in the Bolivian Andes. *Grimmiaceae* are dominant in many societies from amphinereidic societies (e. g. of *Hydrogrimmia mollis* and some *Racomitria*) to the most xerophilous ones of the deserts¹⁾.

From several European countries e. g. the following societies are known: *Dryptodontetum Hartmanni* from dry, shady, siliceous rocks in the forest region, *Grimmietum elatioris* from similar moist ones (with *Orthotrichum rupestre*, *Hedwigia*, *Frullania* and like the former often correlated with epipetric societies of *Isobryales* and *Drepanium cupressiforme*), *Grimmietum commutatae* and *campestris* from dry, sunny, siliceous rocks, *Schistidietum apocarpi* from less dry and less acid rocks, *Grimmietum orbicularis* from dry, sunny limestone, *Schistidietum maritimi* (with *Orthotrichum microblepharum*) from the Baltic coast, etc. All these societies are often overgrown by lichens of the genera *Diploschistes*, *Cladonia* and *Parmelia*.

Other societies of *Grimmiaceae* are less epipetric, e. g. the chasmo-

¹⁾ See HERZOG's papers cited p. 324 and others mentioned in LOESKE's Monograph, Bibliotheca botanica CI, 1930.

phytic, extremely oxyphilous *Coscinodontetum cibrosi* and several bryochamaephytic or helophytic, peat forming *Rhacomitrieta* (§ 12).

A most interesting society of oceanic origin, which often occurs together with *Rhacomitrieta*, is the *Diplophyllum albicans*. It contains many other hepaticas (e. g. species of *Sphenolobus*, *Mylia*, *Lepi-*



Phot. Meuse

Fig. 5. Calcareous tufa formed by *Gymnostomum curvirostre*. Zirler Klamm, near Innsbruck, Tyrol.

dozia etc.) and the atlantic, highly exclusive species of *Hymenophyl-lum*.

Among the societies of *Dicranales*, *Blindietum acutae* is ecologically very closely related to the *Andreaeeta*, *Campylopodetum polytrichoides* (with *C. Mildei*, *Braunia alopecuroides*, *Hedwigia*, *Leucobryum albidum*, etc.) also to *Grimmieta* and *Rhacomitrieta*, both on moist, acid rocks. *Seligeria recurva*, *Campylostelium saxicolum*, *Brachythodium trichodes*, *Gyroweisia tenuis*, *Fissidens pusillus* and other minute mosses form small patches on shady, moist rocks of more or less neutral

reaction. Most other *Seligeriaceae* are basiphilous and confined to shaded limestone and dolomite. A very characteristic society is *Seligerietum tristichae* (with *Haplozia atrovirens*, *Physocolea calcarea*, and many *Cyanophyceae*) often connected with *Fegatellum*, *Oriohetacetum* and the tufa-building *Trichostomaceae*. These may be grouped into two closely related federations of "stillicidia": the holarctic *Gymnostomion* with the societies of *Gymnostomum rupestre*



Phot. Gams

Fig. 6. Epipetric society of *Thamnium alopecurum* on wet, deeply shaded limestone; Lochbach, near Lunz in the Austrian Alps.

and *curvirostre* (often with *Riccardia pinguis*, *Rivularia*, *Nostoc* etc.), *Molendoa* etc. and the more southern *Eucladion* (*Eucladietum verticillati*, *Didymodontetum tophacei* etc.). Fig. 5. Both are often combined with *Cratoneuretum* (*commutati* etc.) and societies of hepaticas (*Haplozia riparia*, *Riccardia pinguis*, *Conocephalum* = *Fegatella* etc.) and algae (*Trentepohlia aurea*, *Scytonema* etc.). Here belongs also the atlantic *Mesophylletum nigrella* (*M. nigrella* and *stillicidiorum*, *Cephaloziella Baumgartneri*, *Leptobarbula berica* etc.) described by ALLORGE.

Many of these societies, e. g. *Fegatellum* and *Haplozieta*, are

intermediate between *Epipetria*, *Helophytia* and *Chamaephylitia*.

Most societies of *Isobryales* grow both on rocks and on bark. Obligate *Epipetria* are, e. g. the silicolous *Hedwigietia* (of *Hedwigia albicans*, *Hedwigidium imberbe* etc.) and *Glyphomitrieta*, both associated with *Dryptodonteta* and *Grimmieta*, and the basiphilous *Thamnieta*, especially the skiophilous *Thamnietum alopecuroidis* often combined with *Gymnostometa*, *Orthothecieta* and *Anomodonto-Neckereta*.

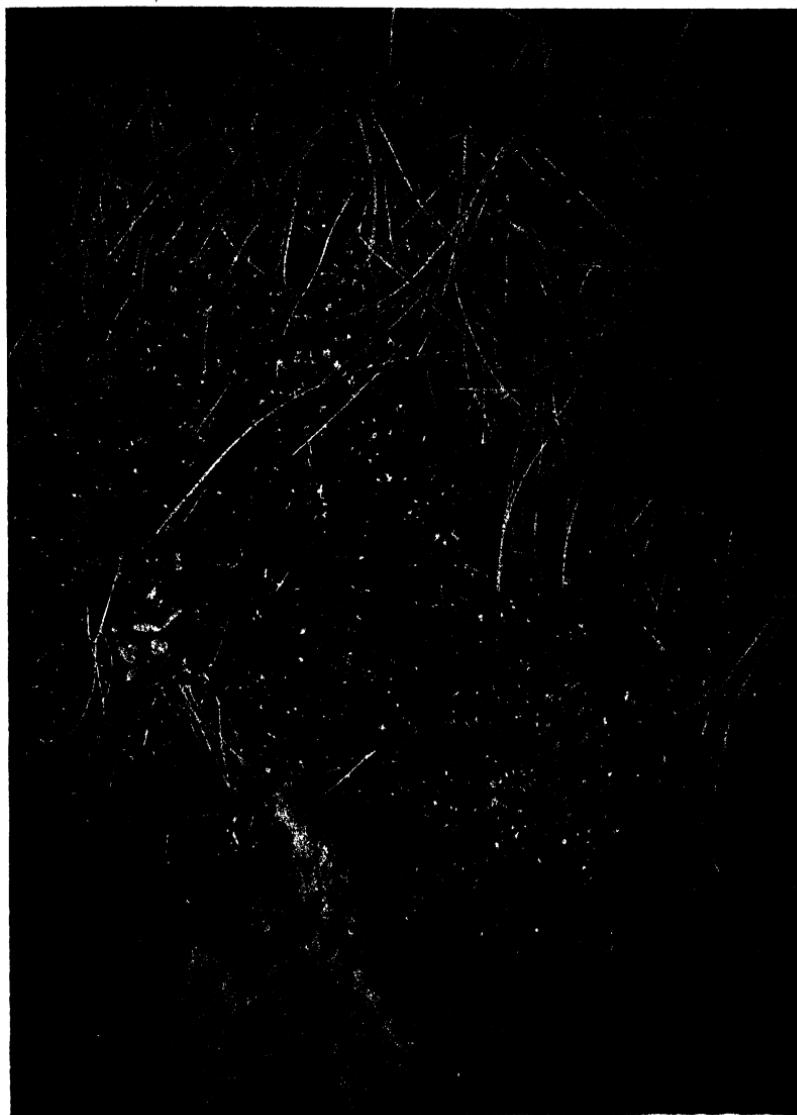
Fig. 6.

The most numerous societies of pleurocarpic *Isobryales*, especially of *Leucodontaceae* (*Leucodon*, *Pterogonium*, *Antitrichia*, often together with *Orthotrichaceae*), *Entodontaceae* (e. g. *Pterigynandrum filiforme*), *Neckeraceae* (mostly combined with species of *Anomodon*), *Lemophyllaceae* (*Isothecium*) etc. occur in almost identical facies on rocks and on trees. The greatest number of these societies is developed in tropical and subtropical forests and many were probably originally *Epixylia*. In subalpine, alpine, subarctic and arctic regions, the *Leucodontetum sciurooidis* and *morensis*, *Antitrichietum curtipedulæ*, *Neckeretum complanatae*, *Homalietum*, *Leptodontetum*, *Isothecietum* etc. become exclusively *Epipetria*, because the tree habitat is not sufficiently sheltered in these regions. Many examples of this phenomenon are given, e. g. by HESSELBO from Iceland, MÖLLER from Sweden, KUJALA from Finland, HERZOG from Sardinia, the present author from the Alps, etc. That is the case also with *Dalytrichia Brebissonii*. The destructive influence of hard winters on more or less delicate moss societies has been shown by KOPPE¹⁾.

The most important federations of this group may be called *Leucodontion* (on generally acid substrates) and *Anomodonto-Neckerion* (on neutral or feebly basic substrates.) The nature of these federations has often been misunderstood by authors exclusively dealing with epiphytic societies, e. g. by OCHSNER, who subordinated these ancient societies to the certainly younger and less characteristic *Drepanietum filiformis*.

§ 8. Epiphytia (Epixylia and Epiphyllia). The epiphytic moss societies of Europe, as studied by, e. g. GREBE and HERZOG in Germany, by the author, FREY and OCHSNER in Switzerland and France, HILITZER and NĚMEJC in Bohemia, FLEISCHER and WISNIEWSKI

¹⁾ F. KOPPE, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XLIX 1981.



Phot. H. Meusei

Fig. 7. *Neckera crispa* with *Erica carnea* and *Pinus montana* on dolomitic rocks. —
Zirler Klamml near Innsbruck, Tyrol.

in Poland, KUJALA in Finland, OLSEN in Denmark, RICHARDS in England, etc., represent only scanty out-posts of the much richer ones of the tropics. HILITZER and OCHSNER distinguish the following habitats upon trees: the branches (Kronenteil) and their base (Subkronenteil), the protected and exposed upper and lower parts of the trunk and its base. The ecological conditions in these different habitats have been studied by HILITZER and WISNIEWSKI in eastern Europe and by PESSIN in Mississippi²⁾, the water requirement of single epiphytic species by K. MUELLER³⁾ and OCHSNER (l. c.)

According to these authors, the absorption coefficient for water increases in the following series: *Ptilidium ciliare* (5,9), *Plagiochila asplenoides* (6,5—8,1), *Neckera pennata* (6,7—10,2), *Anomodon viticulosus* (6,9), *Isothecium myurum* (7,7), *Homaliodia trichomanoides* (7,9—4,2), *Pterigynandrum filiforme* (8,0), *Radula complanata* (8,2), *Antitrichia curtipendula* (8,5), *Drepanium cypriiforme* var. *filiforme* (8,6), *Frullania dilatata* (9,3—3,7), *Neckera complanata* (9,5), *Madotheca platyphylla* (9,7), *Leucodon sciuroides* (9,8), *Homalothecium sericeum* and *Metzgeria furcata* (10), *Ulota crispa* and *Bruchii* (10,2—10,4), *Orthotrichum* sp. and *Pylaisia polyantha* (10,9—11), *Ulota crispa* (11,5). Lichens generally absorb less water than mosses.

As shown by these figures, among European epiphytic mosses *Orthotrichaceae* and *Pylaisia* are best adapted to great humidity of the air. The most hygrophilous societies could be called *Ulotion* and comprise, e. g. *Ulotetum crispa* (ALLORGE and OCHSNER l. c.) with several species of *Ulota*, *Orthotrichum Lyellii*, *Metzgeria furcata* and *fruticulosa*, *Microlejeunea ulicina* etc. and *Zygodontetum dentati* generally combined with *Leucodontetum*, *Antitrichietum*, *Lobarietum* etc. Also *Anacamptodon splachnoides* occurs in similar societies, especially on old beeches. *Uloteta*, *Zygodonteta* and *Orthotricheta* grow both on bark and on rock, where they enter into competition with *Grimmieta*, but most of the species prefer one habitat, e. g. *Ulota crispa*, *Zygodon dentatus*, *Orthotrichum leiocarpum*, *Lyellii*, *pallens*, etc. bark, *Ulota americana*, *Zygodon gracilis*, *Orthotrichum anomalum*, *rupestre* etc. rocks. Among the numerous *Orthotricheta* described by ALLORGE, GREBE, OCHSNER, OLSEN etc. the *Orthotricheta pallentis* from poplars, willows, ashes etc. along rivers and lake shores, with *Orthotrichum pallens* and *leucomitrium*, *Pylaisia*, *Platy-*

²⁾ L. J. PESSIN, An Ecological study of the Polypody Fern as an Epiphyte in Mississippi. Ecology VI 1925, see also NICHOLS l.c. p. 325.

³⁾ K. MÜLLER, Untersuchung über die Wasseraufnahme durch Moose und verschiedene andere Pflanzen und Pflanzenteile. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XLVI 1909.

gyrium repens, *Leskeia polycarpa*, *Leskeella nervosa* etc. may be mentioned.

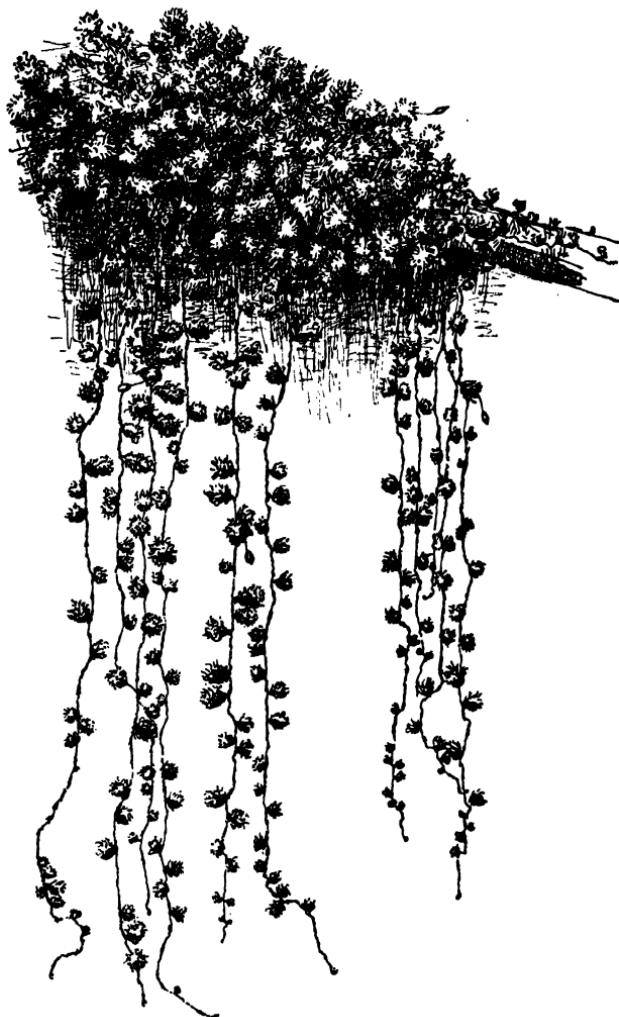


Fig. 8. *Macromitrium torulosum* from Ceylon. — After HERZOG.

Closely related, somewhat nitrophilous societies are the epixylic *Tortuleta* or *Syntrichieta* of *Tortula laevipila*, *latifolia*, *pulvinata* etc. associated with *Orthotrichum diaphanum*, *pumilum* etc. and lichens (*Physcia ascendens*, *Xanthoria parietina* etc.).

In America, other species of the same genera form similar societies, e. g. *Orthotrichum ohioense* with *Leucodon julaceus*, *Entodon cladophorhizans*, *Frullania virginica* etc. on *Juniperus virginiana* and *Quercus stellata* in Mississippi (PESSEN¹), *Orthotrichum papillosum* with *Antitrichia californica*, *Neckera Menziesii* etc. on the conifers of the Pacific region (RÖLL²), *Orthotrichum exsertisetum*, *Macromitrium filiforme* etc. on *Polylepis* in Bolivia (HERZOG 1916, l. c.), *Orthotrichum elegantulum* and *vittatum*, *Ulota macrocalycina*, *magellanica* and *pygmaeothecia* on *Nothofagus pumilio* in Fuegia (SKOTTSBERG³).

Ulota and *Zygodon* appear in Europe as "Atlantic" genera, but are much more widely distributed around the Pacific, together with other *Orthotrichaceae*, especially of the big genus *Macromitrium* best developed on New Zealand, Tasmania and in the mountain forests of South Africa, Indomalaya and South America (Fig. 8).

From the orthotropic and acrocarpic Epixylia, there are many transitions to plagiotropic and pleurocarpicous ones, especially the widely distributed *Leucodonteta* and the more hygrophilous *Antitrichieta*. *Leucodon sciuroides* and *Antitrichia curtipendula* are often associated with *Lobaria pulmonacea* both on bark and on rocks. Several societies, e. g. of *Homalia trichomanoides* and *Isothecium myurum*, occur particularly on the bases of old beeches, others, especially of *Pterigynandrum filiforme*, *Camptothecium Geheebei* and *Anomodon apiculatus*, on subalpine scrub beeches.

In closed forests, especially on spruces and firs, all these societies are replaced by the more sciaphilous *Drepanietum filiformis* or *Stereodontetum cupressiformis-filiformis* with *Amblystegiella subtilis*, *Frullania dilatata* etc. On the base of these trees grow societies of several species of *Dicranum*, *Brachythecium*, *Euryhynchium* etc. with *Ptilidium pulcherrimum* and lichens (*Parmeliopsis*, *Cetraria islandica* etc.).

Closely related to the former societies are the *Fabroniaceta*, e. g. *Fabronietum pusillae* of the southern Alps, Pyrenees etc., and the generally neutrophilous federation *Anomodonto-Neckerion* already mentioned as epipetric. *Neckera crispa* (Fig. 7) is most often associated

¹) See note 1 pag. 342.

²) J. RÖLL, Nordamerikanische Laubmoose, Torfmoose und Lebermoose. Hedwigia 1893.

³) C. SKOTTSBERG, Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande. K. Svenska Vet. Akad. Handl. XLVI '1910.



Phot. Weissenborn

Fig. 9. Tree with mosses, hepaticas, ferns, orchids, lianes etc. Typical epiphytic vegetation from the western Javanese rain-forest. Priangan-Residency, ca 1600 m.

with *Anomodon viticulosus* and *Madotheca platyphylla*, the more hygrophilous *Neckera complanata* with *A. attenuatus*. Among more thermophilous societies may be mentioned those of *Neckera Besseri* and *Leptodon Smithii*. All these societies require less acid substrata than most of *Orthotrichaceta*.



Fig. 10. Twig of *Berberis phyllacantha* (Bolivia) with *Metzgeria arborescens* (a), *Dicranolejeunea axillaris* (b), *Streptopogon erythrodontus* (c), *Schraderbryum ulicinum* (d), *Daltonia* sp. (e) and a lichen (*Leptogium* sp.) — $1\frac{1}{2} \times$. — After HERZOG.

The northern *Neckeretum crispae* gives a feeble idea of the tropical *Neckeraceta* (e. g. *Neckeropseta*) and the pendulous societies of *Spiridentaceae*, *Pterobryaceae*, *Meteoriaceae*, *Phyllogoniaceae* etc. studied by FLEISCHER, GIESENHAGEN, HERZOG etc. In the tropical mountain forests of Ceylon occur, e. g. *Pterobryopsis aurantia*, *Papillaria semi-torta*, *Meteorium Miquelianum*, *Meteoriopsis reclinata*, *Chrysocladia retrorsa* etc. (Fig. 1); in New Guinea species of *Neckeropsis*, *Aero-*

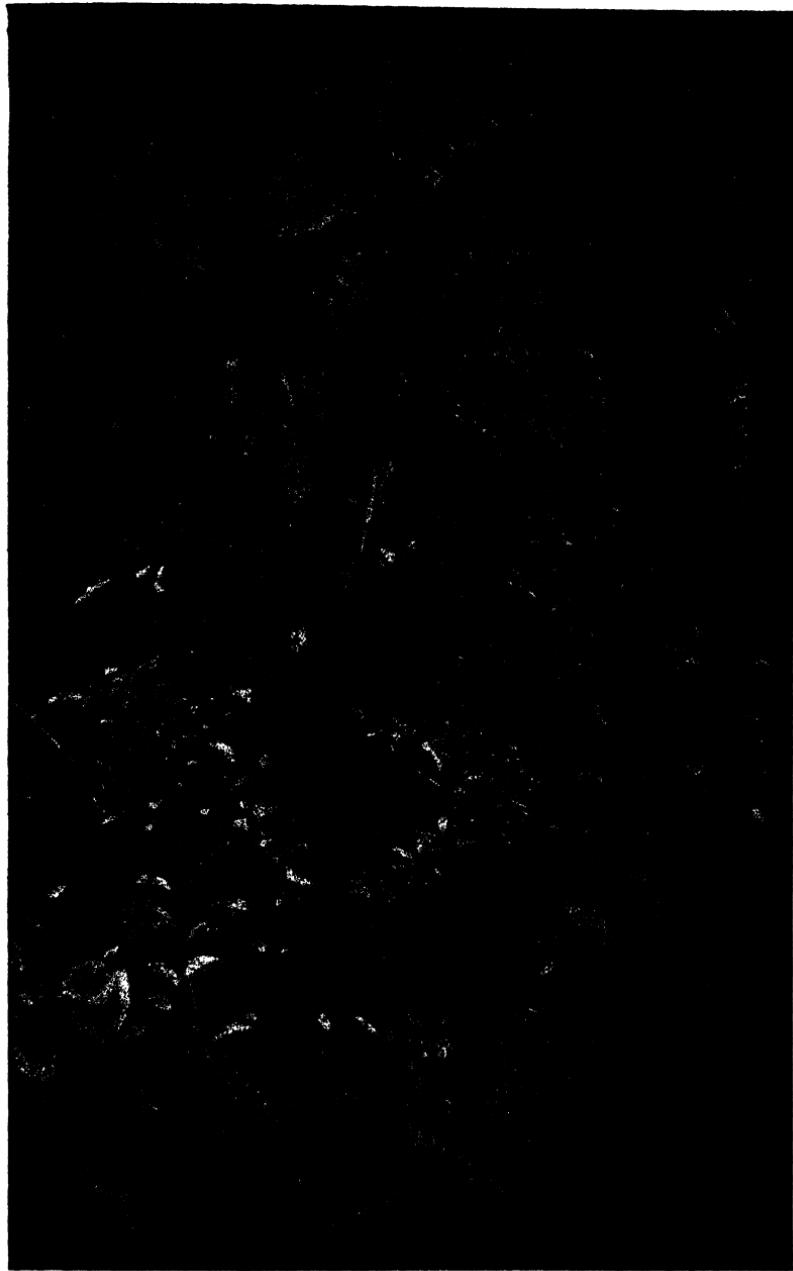


Photo v. Woerden

Fig. 11. *Mastigophora dictados* covering *Vaccinium*-trunks. In the foreground *Lomaria vestita*, on the tree *Asplenium nidus avis*. Mountain-forest (so called "moss-forest") on the slopes of G. Gede (W. Java) at ca. 2300 m.

bryopsis and *Spiridens*; in Brasil such of *Spiridentopsis*, *Pilotrichella*, *Orthostichopsis*, *Prionodon*, *Phyllogonium* etc. The hepatics also include many pendulous forms, e. g. many large species of *Plagiochila* in New Zealand and of *Bryopteris*, *Madotheca* and especially *Frullania* in South America. Some epiphytes grow on tree-ferns, e. g. *Rhizofabronia* in Usambara, *Hymenodontopsis* in New Zealand



Phot. Holttum

Fig. 12. *Bazzania* sp. with the fern *Alsophila* in tropical rain-forest. Mt. Ophir, ca. 1000 m., Johore, Malay Peninsula.

and Ceram, *Hymnodon*, *Lopidium* and *Eriopus* in southern Brazil.

Most of the tropical *Epiphyllia*¹⁾ are dominated by an enormous number of *Lejeuneaceae*, a few by *Radulaceae*, *Frullaniaceae*, *Metzgeriaceae* and other hepatics, *Meteoriaceae*, *Hookeriaceae* (*Leskeodon*, *Daitonia* etc.) and the related, "trentepohlioid" *Ephemeropsis tjibodensis*²⁾.

¹⁾ W. BUSSE, Über das Auftreten epiphyller Kryptogamen im Regenwald von Kamerun. Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXIII 1905. — J. MASSART, Les végétaux épiphytiques. Ann. Jard. Buitenzorg Suppl. II 1898.

²⁾ Ann. Jard. Buitenzorg VII and IX 1887 (GOEBEL), 2. ser. II 1900 (FLEISCHER), suppl. 1910 (ERNST), XIV 1915 (GYÖRFFY), FLEISCHER in Musci Flora Buitenz. III 1906/8 and Annal. bryol. II 1929.

By the rotting of trees, biotic successions progress from purely epixylic to chamaephytic societies. The first stages are generally characterized by fungi and hepatics, e. g. *Lophocolea heterophylla*, *Nowellia curvifolia* and several species of *Lepidozia*, *Odontoschisma*, *Calypogeia* etc. Later come *Riccardia palmata* and *latitrons*, various species of *Lophozia*, *Mylia*, *Plagiochila*, *Dicranodontium*, *Isopterygium*, *Buxbaumia* etc., and in the northern hemisphere very frequently *Georgia pellucida*. The *Georgietum* grows also on acid sandstone, quartzite and peat and is finally replaced by *Dicraneta*, *Hylocomieta*, *Polytricheta* etc. or by lichen societies. To the Holarctic *Georgieta* correspond the *Orthodontieta* and *Hypopterygieta* of the southern hemisphere. In tropical rain forests, species of *Trichosteleum*, *Rhacopilum*, *Rhizogonium*, *Syrrhopodon*, *Mastigophora* etc. form similar societies (Fig. 11 and 12).

§ 9. Nereidia and Amphinereidia. Among typical *Nereides* are all the *Foninalaceae*¹⁾, the Holarctic species of *Fontinalis* and *Dichelyma*, the Tropical American species of *Hydropogon* and *Hydropogonella* and the South African *Wardia hygrometrica*. *Fontinalis antipyretica* is a very euryoecic species. It forms nereidic societies in cold and warm, fresh and brackish water (e. g. in the Baltic Sea), also hydrophytic and even pleustic societies in many lakes.

More confined to cold, running water is the federation *Hygrohypnion*. It comprises especially the more or less neutrophilous species of *Hygrohypnum (molle, dilatatum, alpinum* etc.), *Platyhypnidium (Oxyrhynchium) rusciforme* and the oceanic species of *Sciaromium*. *Hygrohypnum palustre* form amphibious (amphinereidic) societies especially in basic streams (with *Leptodictyum riparium* etc.). In the Andes also, species of *Cratoneuron*, *Platyhypnidium* and *Sciaromium* form similar societies.

The *Hydro-Martinellion* (*Scapanietum dentatae*, *uliginosae*, *undulatae*, *subalpinae*, etc.) grows in acid springs and brooks and is often correlated with societies of the *Hydrobryion*, *Hygrohypnion* (e. g. *Hygrohypnetum arctici*) and lichens (*Staurothele*, *Jonaspis suaveolens*,

¹⁾ E. ELSSMANN, Studien über wasserbewohnende Laubmoose. *Hedwigia* LXIV 1922.
— H. FUCHSIG, Vergleichende anatomisch-physiologische Untersuchungen an Formen von *Fontinalis antipyretica*. *Osterr. bot. Zeitschr.* 1926.

Dermatocarpon rivulorum etc.). In cold, basic springs and brooks grow, e. g. *Cratoneuron irrigatum* and *Chiloscyphus rivularis*. The species of *Scouleria* are confined to American and Asiatic rivers.

The most typical *Amphinereidia* (periodically submerged societies) are the *Cinclidoteta* in basic rivers of Europe and Asia, often combined with *Fontinaleta*, *Hygrohypneta*, *Cratoneureta* and algal societies (e. g. *Cladophoreta* and *Hydruretum*). They have been described from the Alps by AMANN and the present author, from France by ALLORGE, from England by RICHARDS, from Latvia by MALTA¹), from Hungary by BOROS²), etc.; they are very characteristic for intermittent rivers of the Mediterranean region and the Russian streams and reach the Tibetan highlands.

The aquatic *Fissidentaceae*, *Fissidens crassipes* and related species, *Pachyfissidens* and *Octodiceras Julianum*, are very curious Nereids and Amphinereids, *Fissidentetum crassipedis* is usually combined with *Cinclidoteta*, *Pachyfissidentetum grandifrons* both with tuficolous societies of the *Gymnostomion* and *Eucladion* (e. g. in the Pyrenees and Himalayas) and with *Fontinaleta* (e. g. in the Upper Rhine region, where it is probably an interglacial relic like the *Hyophiletum ripariae* and *Dialytrichietum*, representatives of rather tropical amphinereidic federations³).

§ 10. Natantia (Pleuston). The errant water communities (Plankton, Nekton, Pleuston etc.) comprise both very primitive and very advanced plants and animals. Bryophytes occur only in very few pleustic federations: the *Lemmion* (with *Ricciella fluitans* and *Ricciocarpus natans*, often together with *Lemmaceae* and *Salviniaeae*) and the pleustic *Amblystegiaceta*. The former occur on the surface of warm, stagnant water rich in nutrients (but generally poor in lime), the latter usually prefers waters poor in nutrients. Most characteristic is the society of *Drepanocladus fluitans* f. *submersus*, *Sphagnum cuspidatum* and *Cephalozia fluitans* f. *gigantea* in very acid, extremely poor ponds of raised bogs⁴). Other pleustic forms of

¹) N. MALTA u. H. SKUJA, Der Standort des *Cinclidotus danubicus* in der Daugava (Düna). Acta Horti bot. Univ. Latv. III 1928.

²) A. BOROS, Über den Einfluss der Kultur auf die Moosflora der Ungarischen Tiefebene. Annal. bryol. I 1928.

³) See p. 311.

⁴) See papers cited p. 833 note 1.

Drepanocladus (e. g. *exannulatus*, *revolvens*, *aduncus* f. *pseudofluitans*, *Sendtneri* etc.), *Scorpidium*, *Calliergon* and *Acrocladium* (e. g. *Scorpidium scorpioides* and *Calliergon giganteum* on the northern hemisphere, *Scorpidium turfaceum* and *Calliergon luipichinense* in the Andes) grow especially in less acid or basic water between reeds and various *Cyperaceae*. All these societies are certainly derived from helophytic ones.

§ 11. Xerogeophytia (Ephemerophytia). The bryophytic, like the phanerogamic therophytes and geophytic ephemeral types, are all secondary, mostly derived partly from chamaephytic and partly from epipetric types. They persist during the dry resting periods sometimes as shrunken, dusty cushions (many *Trichostomaceae*, *Pottiaceae*, species of *Grimmia* and *Bryum*) and thalli (several *Marchantiaceae* and *Ricciaceae*), sometimes partly by means of tubers (several *Marchantiaceae*, *Riccia* and *Anthoceros*) or spores only (many hepaticas, *Pottiaceae* and *Funariaceae*). The characteristics of these xerogeophytic life-forms are a general reduction of the thallus (*Marchantiaceae*, *Ricciaceae*, *Sphaerocarpus*), the moss plant, and particularly the sporophyte: loss of the seta, peristome and operculum (cleistocarpic *Dicranales*, *Pottiales* and *Funariales*). Progressive adaptations are the assimilating tissues and partial "succulence" of some *Marchantiaceae* (especially *Exormotheca*), *Aloina*, *Aloinella*, *Pterygoneurum* and *Crossidium* and the leaf hairs of many *Pottiaceae*, *Bryaceae* and *Grimmiaceae*. The genera *Riccia*, *Anthoceros*, *Sphaerocarpus*, *Petalophyllum*, *Fimbriaria*, *Plagiochasma*, *Exormotheca*, *Hymenostomum*, *Barbula*, *Tortula*, *Phascum*, *Funaria* etc. are represented in most of the arid regions of America, Eurasia, Africa and Australia. The greatest abundance of xerogeophytic *Marchantiaceae* has been found in Punjab and the north-western Himalaya¹⁾.

Single societies are described from the Russian steppes, the Mediterranean region and the southern Alps, e. g. *Sphaerocarpetum*, *Targionietum*, *Cleistocarpeta*, *Aloinetum*, *Hymenostometum* etc. (AMANN and GAMS l. c.).

In northern regions, e. g. in Britain and central Europe, these

¹⁾ SHIV RAM KASHYAP in The New Phytologist 1914/15 and Journ. Bombay Nat. Hist. Soc. 1916; see also HERZOG 1926 p. 273.

steppe communities, especially the *Physcomitrieta*, *Ephemereta*, *Pottieta*, *Riccieta* etc. occur as "winter earth mosses" or "winter ephemerals" almost exclusively on either the mud of dried-up ponds or on arable land, especially fallow fields on non-calcareous clay and loess (on calcareous soils, e.g. *Pottia lanceolatae*),



Fig. 13. *Stegonietum* (*Stegonia latifolia* with *Encalypta rhabdocarpa* etc.); Eastern Alps, 1670 m.
— 6 x. — After HERZOG.

belong, for example, the *Stegonietum* of the Alps (*Stegonia latifolia* with *Desmatodon latifolius*, *Encalypta rhabdocarpa*, some *Brya* etc., Fig. 13) and the *Gomphoneuretum* and *Aloinellatum* of the Andes (HERZOG). In these cases the dry resting period is replaced by a resting period under snow.

§ 12. Helophytia and Amphiphytia. Many *Helophytia* or swamp communities are intermediate between *Epipetria*, *Nereidia* and *Chamaephytia*. The most obvious example is the *Rhacomitrium lanuginosum*-federation. It grows both on wet or more or less dry siliceous soils and on acid peat and contains societies dominated by *Rhacomitrium lanuginosum* (= *Grimmia hypnoides*) and related species (*javanicum*, *symphyodontum*, *crispipilum* etc.), many *Dicranaceae* (*Paraleucobryum albicans*, *Dicranum elongatum*, *Campylopus* sp. etc.), *Lophoziaeae* (*Sphenolobus*, *Anastrophyllum*, *Mylia*, *Jamesoniella* etc.) and *Ptilidiaceae* (*Schisma*, *Chandonanthus*, *Lepicolea*, *Isotachis* etc., especially *Lepicolea ochroleuca* in western Patagonia). The whole

Halophytic xerogeophytes are, e. g. *Petalophyllum Ralfsii*, *Trichostomum flavovirens*, *Pottia Heimii* and *Funaria hungarica*.

Several species of *Riccia*, *Grimaldia*, *Fimbriaria*, *Clevea*, *Pottia* etc. reached the alpine region of the Alps, the Caucasus and other mountains. Here

federation is widely spread especially along the Antarctic, Pacific, Atlantic and Arctic coasts, but occurs also in the drier Tundra (*Rhacomitrium-* and *Dicranum-tundra*) and on the higher moun-



Phut. Verdoorn

Fig. 14. Swampy sides of sulphureous springs (Lau Deboek Deboek) at 1250 m, in the valley of the river Petani (near Mt. Sibajak, Eastern Sumatra). Between the old trees (*Eugenia spicata*) the ground is covered everywhere with a layer of *Sphagnum subrecurvum*.

tains of all continents. It may be that the oceanic, partly antarctic-arctic societies of *Breutelia* and *Rhacocarpus* belong to the same, very ancient federation of peat building societies, which seems closely related ecologically to the less arctic *Sphagneta*. The most typical and almost cosmopolitan *Rhacomitrietum lanuginosi* = *Grimmietum hypnoidis* has been described by many authors especially from northern and central Europe¹), but occurs also in Siberia, Green-

¹) For instance by JENSEN, OSTENFELD and HESSELBO from the Danish islands and Greenland, MOSS, KERTLAND etc. from Britain, BLYTT, NORDHAGEN, OSVALD etc. from Norway, further records in HERZOG's and LOESKE's books and GAMS: *Schisma Sendtneri*, *Breutelia arcuata* und das *Rhacomitrietum lanuginosi*. Revue bryol. III 1930.

land, America, Indomalaya (Fig. 2), New-Zealand etc. All these societies form acid peat, but much more slowly than the *Sphagneta*.

The *Sphagneta* comprise several federations with a large number of sociotypes. Some, like the *Sphagnetum compacti* (mostly combined with *Gymnocoletum inflatae* and *Trichophoretum caespitosi*), the "woodland *Sphagneta*" (*Sph. squarrosum*, *fimbriatum*, *quinquefarium*, *Wulfianum* etc., most of these also as "Exochomophytia" on bare rocks) and the *Subsecunda*-federation (in less acid swamps, generally between *Cyperaceae* and *Juncaceae*) are of no importance as peat-formers and generally occupy small areas only. The *Sphagneta* of the great "Hochmoore" of the holarctic and antarctic region and of tropical mountains are dominated almost exclusively by very vital species of 3 sections only: *Cuspidata*, which contain the most hygrophilous and most destructive species (e. g. *recurvum*, *cuspidatum* and *Dusenii* in the holarctic zone, *pulchricoma* on the American and African mountains, Fig. 14), *Acutifolia*, which compose the most acid and most compact types of raised bogs (especially the rather oceanic *rubellum* and the rather continental *fuscum*, also the woodland and subarctic species *acutifolium*, *Girgensohnii*, *fimbriatum* etc., *Sph. Junghuhnianum* and others of eastern and southern Asia etc.), and *Cymbifolia* or *Palustria*, which occupy the greatest areas and form the thickest peat layers (especially the cosmopolitan *magellanicum* = *medium*, also *papillosum*, *palustre*, *brasiliense* etc.).

Each of the more important species forms a single "twin series" or "combination cycle", with several sociations, which are generally grouped into "consociations" and "associations" after the dominant phanerogams, but also the *Sphagnum*-series, as described by WARÉN, KATZ, ALMQVIST and other authors from Russia¹⁾, Finland²⁾, Sweden³⁾,

¹⁾ Y. D. BOGDANOVSKAYA-GUIHÉNEUF, Die Vegetation der Hochmoore des russischen Ostbaltikums. Trav. Inst. sc. nat. Peterhof V 1928. — N. J. KATZ, in Journ. of Ecol. XIV 1926, Bull. Soc. Nat. Moscou XXXVI 1927, Beih. Bot. Centralbl. XLVI and XLVII 1930; Ber. Deutsche Bot. Ges. 1932.

²⁾ WARÉN l.c. p. 325.—M. J. KOTILAINEN, Untersuchungen über die Beziehungen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit, besonders der Reaktion des Torfbodens. Finska Mosskulturfören. Vet. Skr. VII 1928.

³⁾ ALMQVIST l.c. p. 324.—G. BOORBERG, Gisselåsmyrnen. Acta Phytogeogr. Suec. I 1930.—C. MALMSTRÖM, Degerö Stormyr. Meddel. Stat. Skogsförskansanst. XX 1928.—H. OSVALD, Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Svenska Växtsoc. Sällsk. Handl. I 1928.

Relative frequency of sociations (combination, co-dominancy)

of *Sphagnum*

with

Ledum palustre
Cassandra calyculata
Calluna vulgaris
Vaccinium Myrtillus
Vaccinium uliginosum
Andromeda polifolia
Oxycoccus quadripetalus
Oxycoccus microcarpus
Betula nana
Myrica gale
Carex pauciflora
Carex inflata
Carex chordorrhiza
Carex limosa
Eriophorum vaginatum
Rhynchospora alba
Triehophorum caespitosum
Scheuchzeria palustris
Molinia coerulea
Rubus chamaemorus
Menyanthes trifoliata

	<i>Grimmianum</i>	<i>acutifolium</i>	<i>fuscum</i>	<i>Warnstorffii</i>	<i>magellanicum</i>	<i>papillosum</i>	<i>recurvum</i>	<i>cuspidatum</i>	<i>Dusenii</i>	<i>Lindbergii</i>	<i>teres</i>	<i>compactum</i>	<i>subsecundum</i>	<i>contortum</i>
<i>Ledum palustre</i>	•	●	●		●		●							
<i>Cassandra calyculata</i>	●	●	●		●		●							
<i>Calluna vulgaris</i>	●	●	●	●	●		●							
<i>Vaccinium Myrtillus</i>	●	●	●	●	●		●							
<i>Vaccinium uliginosum</i>	●	●	●	●	●		●							
<i>Andromeda polifolia</i>	●	●	●	●	●		●				●			
<i>Oxycoccus quadripetalus</i>				●	●		●				●			
<i>Oxycoccus microcarpus</i>				●							●			
<i>Betula nana</i>	●	●	●	●	●	●	●				●			
<i>Myrica gale</i>			●	●	●	●	●				●		●	
<i>Carex pauciflora</i>		●	●	●	●	●	●				●			
<i>Carex inflata</i>			●	●	●	●	●				●			
<i>Carex chordorrhiza</i>				●	●	●	●				●		●	
<i>Carex limosa</i>					●	●	●				●		●	
<i>Eriophorum vaginatum</i>						●	●	●	●	●	●	●	●	
<i>Rhynchospora alba</i>						●	●	●	●	●			●	
<i>Triehophorum caespitosum</i>						●	●	●	●	●		●	●	
<i>Scheuchzeria palustris</i>							●	●	●	●				
<i>Molinia coerulea</i>							●	●	●	●		●	●	
<i>Rubus chamaemorus</i>	●	●	●				●							
<i>Menyanthes trifoliata</i>				●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	

Fig. 15. Relative frequency of some sociations of *Sphagnum*.

Norway¹, Germany²) etc., could just as rightly be called consociations or even federations.

Some of the most important combinations or sociations are shown in fig. 15, where the size of each spot indicates the average frequency and importance of the single combinations (partly after WARÉN).

The *Sphagnion cuspidati* comprises, e. g. the corresponding series of *Sph. cuspidatum*, *Dusenii*, *Jensenii*, *Lindbergii* etc. with *Scheuchzeria*, *Rhynchospora*, *Carex limosa* etc. The *Sphagnion magellanici-rubelli* forms soft, wet carpets with few species of *Cyperaceae* and *Ericaceae* (especially *Andromeda* and *Oxycoccus*), the *Sphagnion fuscum* dense, tussocky mats with *Mylia anomala*, *Lepidozia setacea*, *Oxycoccus microcarpus*, *Empetrum*, *Ledum*, *Rubus chamaemorus* etc. It is widely spread in eastern Canada³), northern Europe and Siberia⁴.

The *Sphagneta* of the Tropics and the southern hemisphere have been much less studied, e. g. those of the Andes by HERZOG (l. c. p. 324) and those of the subantarctic region by SKOTTSBERG (l. c. p. 344).

Among the other mosses of the most acid or dystrophic *Sphagneta*, the most important in the holarctic region belong to the genera *Cephalozia*, *Polytrichum* (*strictum*, *gracile* and *commune*), *Dicranum* (esp. *Bergeri*), *Pohlia* and *Aulacomnium* (*palustre*), of the tropical and subantarctic regions to *Isotachis*, *Polytrichadelphus*, *Campylopus*, *Dicranoloma*, *Breutelia*, *Rhacocarpus* etc., e. g. *Breutelia bryocarpa*, *Bartramia squarrosa* and *Rhacocarpus Humboldtii* in Bolivian *Sphagneta* (*Sph. pulchricoma*, *magellanicum*, *meridense* etc.), *Dicranoloma nigricaulle* and various *Campylopus* spp. in those of Fuegia. Many of these species occur both in *Sphagneta* and in societies of the *Rhacomitrium lanuginosum*.

¹) NORDHAGEN l.c. p. 325. — H. OSVALD, Die Vegetation der ozeanischen Hochmoore in Norwegen. Svenska Växtsoc. Sällsk. Handl. VII 1925.

²) GAMS u. RUOFF l.c. p. 333. — K. HUECK, in Beitr. z. Naturdenkmalpflege X 1925 and XIII 1929.

³) F. J. LEWIS and E. S. DOWDING, The vegetation and retrogressive changes of peat areas (Muskegs) in central Alberta. Journ. of Ecology XIV 1926. — H. OSVALD, Mossar och mosskultur i Nordamerika. Svenska Mosskulturfören. Tidsskr. 1928/9.

⁴) A. BRONSOV, Die Hochmoore des Narymsker Gebietes (Wassjugan). Trud. Instorf III 1930. — N. KATZ, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1932.

In less acid moors (fens, swedish kärr) grow the federations of *Sphagnum teres* and the *Sphagna subsecunda*, mostly combined with pleurocarpic mosses: *Tomentypnum nitens*, many species of *Drepanocladus*, *Scorpidium* and *Calliergon*. Here belong, e. g. the *Paludellion* on wet peaty soil with lime (pH 5,8 — 6,8) with societies of *Paludella squarrosa*, *Aulacomnium palustre*, *Cinclidium stygium*, *Climacium dendroides*, *Tomentypnum nitens*, *Helodium lanatum* etc. and the *Scorpidium-Meesea* federation in generally somewhat more acid (pH 5 — 6,5) and warmer water with often pure societies of *Scorpidium scorpioides*, *trifarium* ("Trifarietum", see Ch. XII p. 317) and *lycopodioides*, *Drepanocladus revolvens*, *Campylium stellatum*, *Meesea triquetra* and *elongata*, *Riccardia pinguis*, *Utricularia minor*, etc. Both federations are widely spread throughout the holarctic region and mostly combined with *Cariceta*, *Eriophoreta* and low *Saliceta*. They are described, e.g. from Alberta¹⁾, Spitzbergen ("wet tundra"²⁾, Scandinavia³⁾, Denmark⁴⁾, Finland⁵⁾, Russia⁶⁾, Siberia⁷⁾ etc. The wet "brown-moor" or "*Amblystegiaceae* tundra" passes on drier soil in to the *Sanionion* or *Drepanocladus uncinatus* tundra.

The most alkaline types are characterised by other species of *Drepanocladus* (especially *aduncus* and *Sendtneri s. lat.*), *Scorpidium* (especially *turgescens*, e.g. in the "vätar" or dried-out tarns of Silurian limestone of the Baltic region and Spitzbergen), *Calliergon* (especially *giganteum* and *Richardsonii*) and *Acrocladium cuspidatum*. Societies of these species often grow in *Phragmiteta* and *Magno-Cariceta*.

¹⁾ LEWIS, DOWDING and MOSS l.c. p. 325.

²⁾ S. BERGGREN, On the moss vegetation of Spitzbergen. Bot. Notiser 1873. — V. S. SUMMERHAYES and C. S. ELTON, Contributions to the Ecology of Spitsbergen. Journ. Ecol. XVI 1928.

³⁾ MELIN l.c. p. 333, NORDHAGEN l.c. p. 325, ALMQVIST l.c. p. 324, BOOBERG l.c. p. 354.

⁴⁾ A. MENTZ, Studier over danske mosers recente vegetation. Copenague and Christiania 1912. — OLSEN l.c. p. 325.

⁵⁾ A. K. CAJANDER, Studien über die Moore Finnlands. Acta forest. fenn. II 1913. — KOTILAINEN and WARÉN l.c. p. 325.

⁶⁾ Y. BOGDANOVSKAYA-GUIHÉNEUF, Les tourbières à sources du district de Jamburg Journ. Russ. Bot. Soc. XI (1926) 1927. — N. J. KATZ, Zur Kenntnis der Niedermoore im Norden des Moskauer Gouvernements. Beih. Repert. spec. nov. LVI 1928.

⁷⁾ S. O. LINDBERG and H. W. ARNELL, Musci Asiae borealis. K. Sv. Vet. Ak. Handl. 1888—1890. — W. H. ARNELL, Die Moosvegetation an den von der Schwedischen Jenissei-Expedition im Jahre 1876 besuchten Stellen. Annal. bryol. I—IV 1928—31. — M. K. BARYSHNIKOV, The sedge-Hypnum-moors of western Wasjugania (Narym). Moscou 1929.

The remaining *Helophytia* may be classed into 2 main groups:

Krenophytia are partly immersed spring communities, not forming peat (*Philonotion*, *Hydrobryion* and the somewhat less hydrophilous *Cratoneureta*). *Philonotis fontana*, *Diobelon squarrosum*, *Bryum Schleicheri* and *Davalii*, *Cratoneuron falcatum* etc. form more or less neurophilous societies with species of *Cardamine*, *Saxifraga*, *Epidium* etc. Only in acid water grow, e. g. *Philonotis seriata*, *Martinellia dentata* and *Montia*, in basic, e.g. *Philonotis calcarea*, *Bryum ventricosum* and *bimum*, *Cratoneuron commutatum* etc. These societies pass into the epipetric *Gymnostomion* (p. 339), the more acid *Philonoteta* and *Martinellieta* into societies dominated by hepatic (species of *Martinellia*, *Marsupella*, *Eucalyx*, *Nardia* etc.) and *Sphagna* (e. g. *auriculatum*). Here belong, e.g. the arctic *Marsupelletum groenlandicae* and the arctic-alpine *Gymnocoleetum inflatae*. It is often correlated with *Sphagnetum compacti* and *Trichophoretum caespitosi* and passes into the following group.

Amphiphytia are *Helophytia* with regular periodic submersion and emersion. Here belong the *Chionophytia* or "snow-patch" federations¹⁾: *Polytrichion sexangularis* or *Salicion herbaceae* on very acid soil and *Arabidion coeruleae* or *Saxifragion androsaceae* on calcareous substrata. Some of the most typical acid societies are *Polytrichetum sexangularis* (on wet humus about 8—10 months under snow), *Anthelietum* (on solifluction humus 7—9 months under snow), *Pohlietum commutatae* (especially on sand) and *Dicranetum falcati* (about 9—11 months under snow, often with *Pleuroclada albescens*, *Moerckia Blyttii* and other hepatic). The less acid and less wet Chionophytia on limestone include a very large number of mosses, e. g. *Brachythecium glaciale*, *Ctenidium molluscum*, *Pseudoleskeia*, many species of *Bryum*, *Mnium* and *Timmia*, *Dissodon Froelichianus*, *Meesea trichodes*, many *Marchantiaceae* like *Fimbriaria Lindenberiana*, *Peltolepis grandis* and (in the *Saxifragetum perdurantis* of the Carpathians only) *Bucegia romanica*.

The *Amphiphytia sensu strictissimo* inhabit the periodically in-

¹⁾ See AMANN, FREY, GAMS, NORDHAGEN cited p. 324, moreover: J. BRAUN-BLANQUET, J. u. JENNY, H. Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. LXIII 1926. — B. PAWLOWSKI u. K. STECKI, Die Pflanzenassoziationen des Mietusia-Tales und des Hauptmassivs der Czerwone Wierchy. Bull. Acad. Polon. (1926) 1927. — K. DOMIN, Zur Soziologie der chionophytischen Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. Ergebn. d. I. P. E. 1928, Bern 1930.

undated shore of lakes¹⁾, ponds and rivers. Those of ponds without lime are composed especially of Ephemerophytes, derived from Xerogeophytes (p. 351), e. g. *Ricciaceae* (especially *Ricciella crystallina*), *Pottiaceae*, *Ephemeraceae* and *Funariaceae*. Among the most interesting of these societies are the generally tropical *Archidieta*, of which northern exclaves are described, e.g. from Lake Verbano (Maggiore) and from hot springs in Iceland²⁾. *Hygrodictranum boliviannum*, *Cratoneuron submersum*, *Andreaea subnervis* etc. probably form amphiphytic societies in the lakes of the Bolivian Andes³⁾.

On alkaline soil the Amphiphytia contain especially more or less pleustic ("amphibleustic") *Amblystegiaceae* (species of *Drepanocladus*, *Scorpidium*, *Calliergon*, *Acrocladium*, see p. 350) and are often correlated with Amphinereidia (p. 349). The most extreme type of basiphilous or halophilous Amphiphytes is represented by the mostly Mediterranean species of *Riella*.

§ 13. Chasmophytia, Exochomophytia, Psammophytia etc. There are many transitions from Epipetria and Epixylia to Bryochamae-phytia, especially on rocks (SCHIMPER's *Chasmophytia* on humus in crevices, ÖTTLI's *Exochomophytia* on loose humus of the surface), screes (*Phellophytia* or *Lithophytia sensu stricto*) and sand (*Psammophytia*). The "Lithophytes" of several authors and AMANN's "cremnée" comprise various Epipetria, Chasmophytia and Exochomophytia. Many Helophytia occur also as Exochomophytia and Phellophytia, e. g. *Rhacomitrietum lanuginosi* and several *Sphagneta*.

As typical examples of Chasmophytia may be mentioned: the *Cynodontieta* and *Bartramietta* in crevices containing acid siliceous soil, the *Amphidieta* and *Anoectangieta* (e. g. *Amphidietum Mougeotii* of the Alps with *Encalypta ciliata*, *Pohlia cruda* and *longicolla* etc., the *Anoectangio-Molendoeta* of the Eurasiac and American mountains) in those with a more or less neutral soil and the *Distichieta* (*Distichium*, *Leptotrichum*, *Encalypta contorta* etc.) often

¹⁾ E. BAUMANN, Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Arch. f. Hydrobiol. Suppl. 1911. — H. GAMS, Der Grenzgürtel des Torneträsk und seine Bedeutung für das Verständnis der Schneeböden und der Dryasflora. Ergebn. d. I. P. E. 1925, Bern 1927.

²⁾ JAEGGLI and HESSELBO cited p. 324.

³⁾ TH. HERZOG, Die Moose der Verlandungsformationen der hochandinen Glazialseen. Engl. Bot. Jahrb. Beibl. 131, 1924.

correlated with *Fegatelleum*, *Mnieta*, *Plagiopodeta*, *Orthothecieta*, *Selaginelleta*, *Dryadeta*, *Caricetum firmae* etc. in those with a basic soil.

Oligophotic or photophobous Chasmophytia are e. g. the *Rhabdo-weisieta* and *Schistostegeta*¹⁾ of the northern hemisphere and the *Cyathodieta* of the Tropics.



Phot. Mensel

Fig. 16. *Polytrichetum sexangularis* with *Soldanella pusilla* in the uppermost part of the Stubai Valley, Tyrol.

Intermediate between Chasmophytia, Exochomophytia and Chaemaphytia are e. g. the *Plagiopodeta* and *Oreadeta*²⁾ with their very dense cushions; intermediate between Epipetria Chasmophytia and Exochomophytia some of the most "stenoionic" societies, e. g. the s eno-oxyphilous or "chalkophilous" *Mielichhoferieta* of sulphate soils, which are most developed on the Andes of South America (e.g.

¹⁾ MORTON u. GAMS l.c. p. 318, GAMS in Pflanzenreale II 1928. — J. MAHEU, Monographie des principales déformations des Muscinées cavernicoles. C. r. Congr. Soc. sav. Paris (1906) 1907.

²⁾ GAMS in Annales bryol. V 1932.

in Bolivia with *Haplodontium humipetens* and *Funaria meeseacea*), much rarer in the mountains of Eurasia, where *Mielichhoferia nitida* grows together with *Grimmia atrata*, *Coscinodon cribrosus*, *Scopelophila* = *Merceya ligulata*, several *Cephalozia* etc. The essential habitat character seems not to be the presence of copper or iron, but that of sulphuric acid.

On shady basic rocks one of the most common exochomophytic societies of the holarctic zone is the *Ctenidietum mollusci* (with *Encalypta contorta*, *Plagiochila asplenoides* etc. It is in warmer regions replaced by *Rhynchostegieta*, *Scorpiurieta* etc., in colder ones by *Pseudoleskeetum atrovirentis*, *Campylietum Halleri* etc.). On drier basic rocks and walls with intense nitrification occur the "muri-colous" societies of *Tortula muralis* and *montana*, *Barbula revoluta* and *vinealis*, *Didymodon cordatus*, *Bryum capillare* etc. with various sterile and propaguliferous forms (AMANN's "teichomorphoses" ¹⁾). This is particularly the case of *Leptobryum*, which often occurs on various nitrogenous soils (e. g. on the base of stable walls, on pots in greenhouses, on heaps of charcoal and other sites of fire, often together with *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica* and *Marchantia polymorpha* in various combinations. These *Leptobryeta*, *Funarieta* etc. pass to typical Halophytia with *Pottia Heimii*, *crinita*, *salina*, *propagulifera*, *Bryum salinum*, *calophyllum*, *Friderici-Müller* etc. associated with phanerogamic halophytes (*Atropis* etc.). On sites of fires in the Tropics *Thysanotrichum Blumii* forms a very poor society corresponding to the holarctic *Ceratodonteta* etc.

All *Splachnaceae* seem to be less basiphilous and halophilous, but strikingly nitrophilous (coprophilous or simicolous) all species of *Splachnum* are probably confined to the wet dung of Bovids (more rarely Cervids) and are generally biennial. Two species often grow on the same cow dropping, especially in subarctic and subalpine bogs covered for a long time with snow. *Tayloria serrata* forms small societies especially upon pig dung round alpine cottages, *T. Rudolphiana* on the rejections of birds of prey in moist forests of the Alps, etc. More xerophilous and probably less basiphilous are the perennial societies of *Tetraphodon* generally limited to the remains of small rodents (especially in rejections of birds of prey on moun-

¹⁾ AMANN: papers cited p. 324. — E. G. PRINGSHEIM, Die sterile und die fertile Form von *Leptobryum piriforme*. Jahrb. f. wiss. Bot. LXIII 1924.

tain tops) and those of *Voitia nivalis* on sheep droppings. Less nitrophilous seem to be, e. g. *Tayloria Froelichiana* (on snow patches), *Oedipodium Griffithianum* (in wet crevices of arctic regions) and *Timmia bavarica* (in alpine caves etc.).

The *Phellophytia* or *Lithophytia sensu stricto* (vegetation of screes) are intermediate between Epipetria, Helophytia and Psammophytia, e. g. the very widely spread societies of *Rhacomitrium lanuginosum* (see p. 352). *Rhacomitrium canescens* is somewhat less oxyphilous and more common on dry or wet sand and is generally associated with lichens (e.g. species of *Stereocaulon* and *Cetraria*) and phanerogams (e.g. *Epilobium Fleischeri* and *Salix arbuscula* on alluvia of the Alps. *Epilobium latifolium* and *Salix arctica* on those in Alaska¹). Together with *Pleurozium Schreberi* and *Drepanium cypresiforme* var. *ericetorum*, it forms a frequent initial stage of *Calluna*- and other heaths. On basic alluvia it is replaced by *Tortilletum inclinatae*, partly also by societies of certain *Brya* and *Ceratodon purpureus*. This role of *Ceratodon* and the similar one of *Polytrichum piliferum* and *juniperinum*, which are also often pioneers on burnt humus soils, have been studied by KUJALA (l. c. p. 325) and LEACH².

All these societies occur also on pure sand, but the most typical dune moss society is the *Tortuletum ruraliformis* (*Syntrichia ruralis* var. *ruraliformis*) described, e. g. from Britain by RICHARDS (1929 l. c.), from Belgium by MASSART, from Holland by VERDOORN³), from Denmark by WARMING, from the Rhine valley by VOLK⁴), from the Rhone valley by AMANN and GAMS (l. c.) etc. It grows both on acid and on alkaline sand. The var. *tectorum* of the same species forms similar societies (with *Dicranum scoparium* var. *tectorum*, *Leskeia tectorum* etc.) on thatched roofs.

A most characteristic and stenoecic arctic-alpine society of the wet and cold "sand" below the glaciers is the *Pohlietum gracilis* with *Angstroemia longipes*, *Ditrichum nivale*, *Haplocladium Hookeri*

¹⁾ W. S. COOPER, The recent ecological history of Glacier Bay. Journ. of Ecol. IV 1923.

²⁾ W. LEACH, On the importance of some mosses as pioneers on unstable soils. Journ. of Ecol. XIX 1931.

³⁾ FR. VERDOORN, Over de bladmossen der Hollandsche duinen. De Levende Natuur XXXII 1927.

⁴⁾ O. H. VOLK, Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. Zeitschr. f. Bot. XXIV 1931.

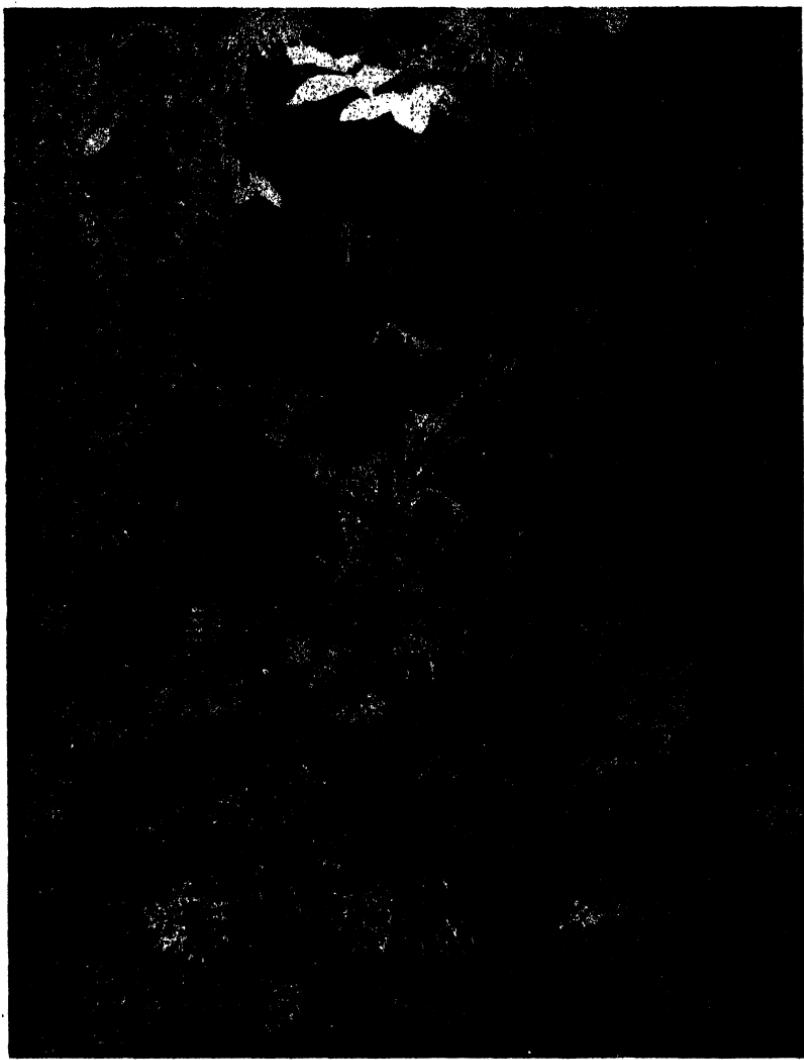


Fig. 17. *Hylocomietum* formed by *Hylocomium splendens*, *Rhytidadelphus loreus*, *Ptilium crista-castrensis* on acid forest floor with *Lycopodium annotinum* and *Vaccinium myrtillus* near Lunz in the Austrian Alps.

etc. A similar society of the Bolivian Andes is composed of *Angstroemia julacea*, *Physcomitrium turgidum*, minute species of *Fissidens* etc.

§ 14. Bryochamaephytia, s. str. In the more closed meadows, heaths and woods, *Bryochamaephytia* occur often as hardly homogeneous "layer societies". They form similar twin series with herbs, shrubs etc. like the *Sphagneta* (p. 355) and are of great practical importance in forestry as indicators of soil quality, as shown by many researches, especially in Sweden (HESSELMAN, MALMSTRÖM etc.), Finland (CAJANDER, ILVESSALO, KUJALA etc.) and Russia SUKATCHOF, SOTCHAVA etc.).

More xerophilous-basiphilous societies are formed, e.g. by *Camptothecium lutescens* (in North America by *C. pinnatifidum*), *Thuidium abietinum*, *Entodon orthocarpus* and *Campylium chrysophyllum* (mostly on grass heaths and dry pine woods), xerophilous-oxyphilous societies by *Brachythecium albicans*, *Rhytidium rugosum* and *Pleurozium Schreberi* (generally combined with *Callunetum*, *Vaccinieta*, *Genisteta*, *Sarothamneta* etc.). The competition of *Pleurozium* with *Cladina* has been illustrated by KUJALA (l. c. p. 350).

More or less neutrophilous indicators of better soils are, e. g. *Catharinaea undulata* and many species of *Mnium*, *Thuidium*, *Brachythecium*, *Eurhynchium*, *Rhytidiaadelphus* etc., which form a great number of generally heterogeneous and open societies in wet meadows and woods, e. g. *Eurhynchietum striati*, *Mnietum undulati* and *spinosi* in fertile and *Scleropodietum puri* in poorer woods. The influence of the microrelief upon meadow societies of *Mnium affine*, *Climaciumpendroides*, *Thuidium recognitum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Rhytidiaadelphus squarrosum*, *Pleurozium* etc. has been carefully studied by LADYSHENSKAYA (l. c. p. 325.).

More acid soil and poorer quality is indicated by the prevalence of *Polytricheta*, *Dicraneta*, *Campylopodeta*, *Leucobryeta* and *Hylocomieta*. Very widely spread, especially in the most various type of coniferous forests, scrubs and heaths throughout the holarctic zone, are the *Hylocomieta* (Fig. 17), especially the highly euryoecic, but nevertheless uniform *Hylocomietum splendentis* or *proliferi*, usually combined with *Vaccinieta*, but also with *Ericeta*, *Rhododendreta*, *Genisteta*, *Dryadeta* etc. Rather oceanic (Pacific and Atlantic) societies or facies are cha-

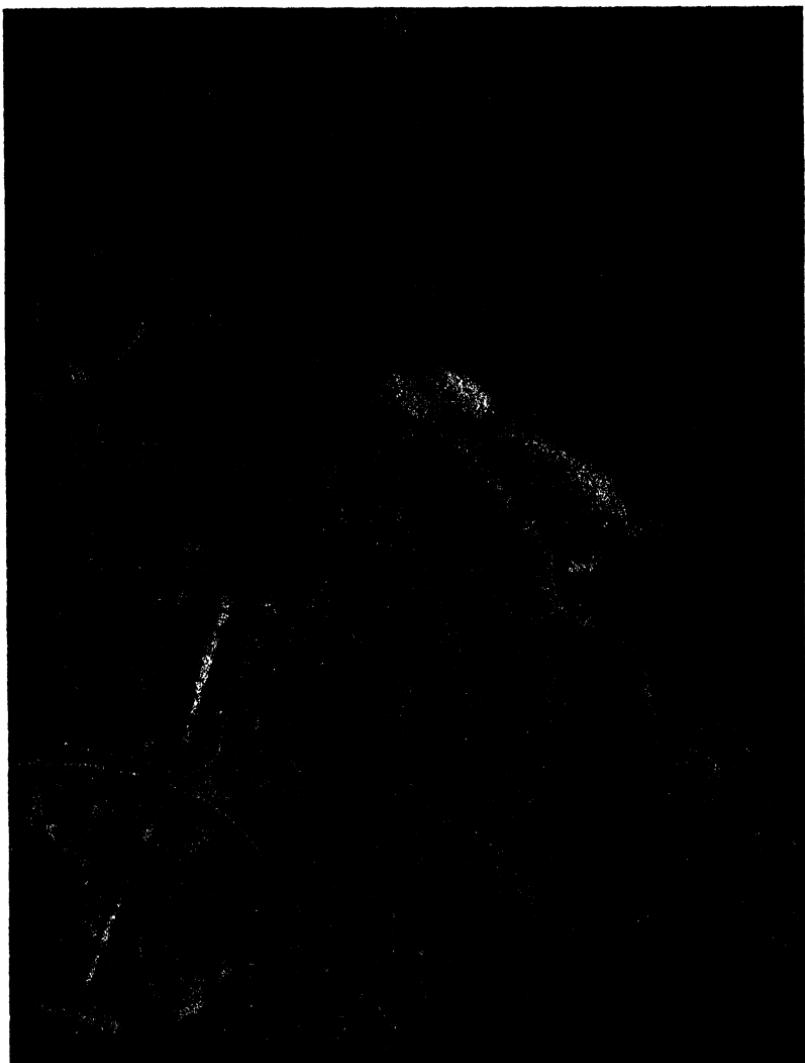


Fig. 18. *Leucobryum glaucum* with *Lycopodium annotinum* on acid forest-floor,
near Lunz in the Austrian Alps.

racterised by *Ptilium crista castrensis*, *Rhytidadelphus loreus*, *Plagiothecium undulatum*, *Hookeria lucens* etc., the most acid types (on podsol) by *Pogonatum*, *Diphyscium*, *Leucobryum* (fig. 18), *Campylopus flexuosus*, *Dicranella heteromalla*, *Aulacomnium androgynum*, *Georgia Bazzania trilobata* and the other accompanying hepaticas, which grow on less acid soils only as *Epixylia* (p. 348 and fig. 12).

The *Plagiochileta*, *Campylopodeta*, *Leucobryeta* and *Hookerieta* of the holarctic and mediterranean zone are irradiations from the much better developed ones of the Tropics and the southern hemisphere. Tropical equivalents of the northern *Rhytidadelpheta* and *Hylocomieta* are, e.g. the *Rhaphidophynchietta*, *Rhizohypneta* and *Ectropothecietta*; austral-antarctic equivalents of the northern *Polytricheta* the *Polytrichadelpheta* of South America, the *Dendroligotricheta* of New Zealand and Patagonia and the *Dawsonietta* of Australia and New Guinea, comprising some of the most imposing Bryochamaephytia of the World.

CHAPTER XIII

ECOLOGY

by

P. W. RICHARDS (Cambridge)

§ 1. History and Aims. The effects of the environment on plants can be traced on the one hand in their distribution in space and time and on the other in their morphological and physiological „adaptations”. Much work has been done on the real or supposed „adaptations” of the bryophyta, mostly based on purely *a priori* reasoning without any experimental support. Space will not allow a survey of this branch of the subject, but the reader may be referred to the work of T. HERZOG (*Geographie der Moose*, Jena, 1926) for a general account of it and a list of literature. Certain adaptations are also dealt with in GOEBEL’S „*Organographie*”.

Attempts to relate the distribution of mosses to habitat factors go back to the last century, but though the bulk of literature dealing with the subject directly or indirectly is now quite large, it cannot be claimed that much solid result has so far been achieved. Much of the work has been spoilt by the tendency to use cumbrous and unnecessary technical terms. There have been very few really critical efforts towards isolating the effects of a single factor.

In ecology we are concerned with the relations of individual plants and plant communities to an extremely complex environment, which, for convenience, we analyse into various “factors”. Exact knowledge of these relations can only be got by studying the effects of varying one factor at a time: in practice however, whether in nature or experiment, one factor hardly ever varies without disturbing some of the others. We cannot therefore be too cautious in attributing a given effect to any particular factor. This is obvious, but it is so often forgotten that it seems worth while to emphasize

it again. For instance the absence of certain species and the presence of others on mountains is often attributed to low temperatures, overlooking the fact that almost every factor of the habitat, such as temperature, varies with altitude.

Many more exact measurements of factors in nature are needed before the autecology of bryophytes can really be studied seriously. As useful pioneer attempts in this direction may be mentioned above all the work of AMANN, also the work of SCHADE on the temperature factor, of TODA on the light factor, of ALLORGE, OLSEN and others on hydrogen ion concentration.

An obvious approach to the ecological problem is to study exceptional habitats such as caves, hot springs and mountain tops, where the influence of certain factors is shown in an extreme degree. It has thus happened that we are better informed about the ecology of the mosses in such places than of those of our ordinary woods and heaths.

§ 2. Literature. References on particular points are given in the course of the text, but the following more general papers may be recommended as useful:

- J. AMANN, „Bryogéographie de la Suisse”. *Mériaux pour la Flore cryptogamique suisse*, 6, fasc. 2, 1928. (Probably the most important contribution yet made to the subject, a rich collection of interesting observations. Though the treatment is somewhat uncritical it will be obvious how much the present chapter owes to it.) K. GIESENHAGEN, „Die Moostypen der Regenwälder”. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1910, Suppl. 3, pp. 711—790. (Contains some interesting ecological details, also a discussion of the factors determining the distribution of the so-called „Moss Forest” in Java and Sumatra). C. GREBE, „Studien zur Biologie und Geographie der Laubmosee”. *Hedwigia*, 59, 1918, pp. 1—208. (Mainly deals with adaptations, but contains many interesting ecological observations). E. IRMSCHER, „Über die Resistenz der Laubmosee gegen Austrocknung und Kälte”. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 50, 1912, pp. 387—449. (A very full experimental study). L. LÄMMERMAYR, „Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen”, I and II. *Denkscr. d. k. Akad. d. Wissenschaft. Math.-Natur. Kl.*, 87, 1912, pp. 325—364 and 90, 1914, pp. 125—153. N. MALTA, „Ökologische und floristische Studien über Granitblockmosee in Lettland”. *Acta Univ. Latviensis*, 1, 1921, pp. 108—124. C. OLSEN, „Studies on the succession and ecology of epiphytic bryophytes on the bark of common trees in Denmark”. *Bot. Tidskr.* 34, 1917, pp. 318—342. (In Danish with English Summary). H. PAUL, „Die Kalkfeindlichkeit der Sphagna und ihre Ursache, nebst einem Anhang über die Aufnahmefähigkeit der Torfmoose für Wasser.” *Mitt. d. k. bayr. Moor-Kulturanstalt*, 2, 1908. F. A. SCHADE, „Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der Sächsischen Schweiz”. *Engler's Bot. Jahrb.*, 48, 1912, pp. 119—210. L. PLANTEFOL, „Étude biologique de l'*Hypnum triquetrum*”. Ann. Sci. Nat. 10ème Sér. Bot. 9, 1927, pp. 1—269. (An attempt to link up physiological, morphological and ecological data about a single species). F. A. SCHADE, „Über den mittleren jährlichen Wärmegenuß von *Webera nutans* (Schreb.) Hedw. und *Leptoscyphus Taylori* (Hook.) Mitt. im Elbsandsteingebirge”.

Ber. d. deutsch. bot. Ges., 35, 1917, pp. 490—505. (A very detailed study of the temperature factor). M. SKENE, "The acidity of Sphagnum and its relation to chalk and mineral salts". *Ann. Bot.* 29, 1915, pp. 65—87. Viscount Y. TODA, "Physiological Studies on *Schistostega osmundacea* (Dicks.) Mohr". *Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo*, 5, 1918 (Many ecological, as well as physiological data).

§ 3. Ecological amplitude. Among bryophyta, as among other plants, species differ very much in the range of conditions under which they live. There are a few wide-ranging species found in a great variety of habitats, such as *Hypnum cupressiforme* and *Ceratodon purpureus*. In one form or another, the latter extends all over the world, grows on wood, stone and soil, and in all kinds of situations. It is said to tolerate hydrogen ion concentrations from pH 4.6 to 7.6, though it prefers acid substrata (C. E. MONTGOMERY, *Bot. Gaz.*, 91, 1931, p. 248). At the other extreme are species with very specialized habitats, such as *Anacamptodon splachnoides* (in rot-holes of trees, usually *Fagus*) and *Philophyllum* spp. (in the „tanks“ of Bromeliaceae only).

On the whole, however it is true to say that most bryophytes have a sharply defined and rather narrow ecological range. This gives them great value as indicators of certain habitat conditions, probably greater than that of most flowering plants. It must be remembered however that the habitat of a bryophyte is usually a very small space. Thus moss indicators will only give information about the top-most layers of the soil. In English beechwoods on chalk it often happens that the upper few centimetres of soil are acid, owing to leaching and the accumulation of humus, though the lower layers are very alkaline. In such a wood the moss vegetation will often include indicators of acidity such as *Leucobryum glaucum*, though the tree, shrub and herb layers include lime indicators. The great reliability of mosses as lime indicators can be illustrated by an example. In a large area of heath in eastern England on a thin non-calcareous soil overlying the chalk, a small patch of *Camptothecium lutescens* and *Abietinella abietina* was found among an otherwise normal heath flora. On testing the underlying soil with acid it proved to contain lime. Later it was found that this patch of ground had been disturbed some years before, doubtless bringing some of the chalky subsoil to the surface. A. H. BRINKMAN (*Bryol.*, 32, 1929, pp. 29—31) has found hepaticas fairly good indicators of humidity and soil quality in Canadian forests. Epiphytic bryophyta

are very sensitive indicators of a non-smoky atmosphere and have been actually used as such by HARRISON and GARRETT in their work on the effect of smoke on moths. (Proc. Roy. Soc. B, 99, 1926).

Closely allied species are often sharply contrasted in their ecological behaviour. P. DOP and G. CHALAUD (C. R. Congrès Ass. Fr. Avanc. Sc. Lyon, 1926, pp. 658—9), found that in the neighbourhood of Toulouse *Pellia Fabroniana* occurred on alkaline soils (pH 7.3) while *P. epiphylla* occurred on acid (pH 4.85)¹). Other examples are AMANN's (*op. cit.* pp. 85—87) "espèces soeurs", pairs of allied species one of which usually occurs on rocks, the other on trees (e. g. *Fabronia octoblepharis* and *F. pusilla*, *Dicranoweisia crispula* and *D. circrata*).

Interesting also are species which have two quite distinct habitats. Thus in England *Calliergonella cuspidata* grows chiefly in bogs (alkaline to weakly acid) or on chalk grassland, an exceptionally dry habitat. *Leucobryum glaucum* grows either on acid soil in woods or in Sphagnum bogs. *Cryphaea heteromalla* occurs either on tree-trunks or on rocks in streams²).

The ecological behaviour of a species is not necessarily the same over the whole of its geographical range. *Fissidens Julianus* in Switzerland is, according to AMANN (*op. cit.* p. 96) one of the "espèces calcifuges plus ou moins exclusives", but in England it is common in the very calcareous Thames; in France also it is often found in calcareous waters. *Cirriphyllum velutinoides* is said to be calcifuge in Switzerland and Baden, but calcicolous or indifferent in Hesse (AMANN, *op. cit.* p. 96). In the Alps, *Antitrichia curtipendula* grows usually on rocks, rarely on trees: in England it is commoner on trees than on rocks. Many more such examples will doubtless be discovered in the future.

Among flowering plants it is well known that Mediterranean species which are normally indifferent to soil reaction may become strongly calciphilous near their northern limit, as in England. *Pleurochaete squarrosa* is probably an example among mosses, as it is confined to calcareous soil in England, but seems to occur equally on

¹) The paper does not state whether these pH values represent isolated measurements or means of several measurements. In any case however they must be fairly typical, as in the British Isles *P. epiphylla* is generally found on acid and *P. Fabroniana* on basic soils.

²) The aquatic form is considered a distinct variety or even species (*C. Lamyana*) by some authors. Experimental study is much needed.

calcareous and non-calcareous soils in the Mediterranean region.

The possibility must be remembered that moss species may consist of several „ecotypes”, as TURESSON has shown for certain flowering plants. Though there is as yet no experimental evidence, groups of closely related species, such as *Tortula ruralis*, *T. ruraliformis* and *T. norvegica* may well prove to be ecotypes of one „ecospecies”.

It is perhaps worth emphasizing that the ecological range of a species as observed in nature is determined by competition with other species, as well as by the physical and chemical factors of the habitat. The range in nature of a species in respect of any one factor, say pH, will be smaller than that which would be observed in pure culture.

FACTORS OF THE HABITAT

§ 4. Light. The study of the light factor presents special difficulties. The usual methods for measuring its intensity are admittedly unsatisfactory and its effects are very hard to disentangle from those of the humidity and temperature factors. Except under controlled conditions it is hardly possible for the light intensity to vary without changing the rate of evaporation. It is therefore of little use to draw conclusions as to the ecological effect of light on mosses unless the other conditions are also known. A distinction must be drawn between species which tolerate high light intensities and those which actually prefer them, also between those which merely tolerate shade and those which prefer it. While for the reason stated we are rarely able to say what species are shade-loving or light-loving, it is at least easy to observe what species will tolerate extremes of light or shade. Many moss communities on rocks, (especially those on high mountains and in sub-tropical regions) are exposed to extremely high light intensities. It seems likely however that species are excluded from these communities more because they cannot tolerate an atmosphere with a high saturation deficit, or perhaps high day temperatures, rather than because they cannot tolerate high light intensity as such.

The amount of attention which has been given to vegetation of caves leaves us fairly well informed as to the tolerance of mosses for low light intensities. In general bryophyta must be described as more shade-tolerant than higher plants, but less so than many algae.

(This point is prettily illustrated by H. G. LUNDEGÅRDH (Environment and Plant Development. Trans. E. Ashby, London, 1931, p. 58), who found the electric lamps in the caves at Macocha (which were only lit for visitors) were surrounded by regular zones of plants, ferns growing nearest the light, then mosses, then algae¹.)

LÄMMERMAYR (*op. cit.*) has made a large number of observations of light intensities in moss habitats in the caves of Austria. His lowest values were for *Isopterygium depressum*, $\frac{1}{1380}$ in one cave and $\frac{1}{1200}$ in another, but these figures are queried by him. His lowest certain figure is $\frac{1}{560}$ for *Eurhynchium praelongum* and *Isopterygium Müellerianum*. Some observations were made in the caves of Kentucky by J. MAHEU (Bull. Soc. Bot. de France, 73, pp. 39—57), who remarks that the cave mosses were of the same genera, when not the same species, as in European caves. *Marchantia polymorpha* was found to tolerate the deepest shade, though it was the least modified morphologically. *Thamnium (Porotrichum) Lemani*, which lives submerged in the Lake of Geneva at a depth of about 54 m. must be an extremely shade-tolerant moss.

The limiting case of a moss living in complete darkness has been recorded by G. NEGRI (Rendic. d. r. Acad. dei Lincei, 29, 1920, pp. 159—162). A highly modified form of *Isopterygium Muellerianum* was found growing in the Grotta di Trebiciano (Trieste) in a situation with suggested that it could have been carried down in the drift of a subterranean flood. The leaves contained numerous small chlorophyll grains, but it must be assumed that the plant was living saprophytically, like the green subterranean algae described by B. M. BRISTOL ROACH (Ann. Bot. 34, 1920, pp. 35—80). Organic material (remains of beetles etc.) was abundant in the cave.)

There are very few bryophytes that are entirely restricted to caves. The best known are the tropical liverwort, *Cyathodium cavernarum* and the mosses *Tetraphontium Brownianum* and *Schistostega osmundacea*. Some attention has been given to the ecology of the last species by TODA (*op. cit.*) and H. GAMS (Die Pflanzenareale, 2 Reihe, Heft 1,

¹) Other references to mosses growing near electric lamps in caves will be found in: GREBE (*op. cit.*, p. 99), L. LOESKE (Moosflora des Harzes. Leipzig, 1903, p. 229 F. THOMAS (Verh. d. bot. Verein d. Prov. Brandenburg, 89, 1897, pp. 91—92), F. VENDOORN (De Lev. Natuur, 32, 1927, pp. 215—218).

1928). It has been shown that it is an obligate shade plant on which strong light has a definite lethal effect even when the rate of evaporation is kept low. The optimum light conditions are different for the protonema and the mature plant. The minimum average intensity that the moss could tolerate was c. $\frac{1}{500}$, but H. G. LUNDEGÅRDH (Svensk Bot. Tidskr. 15, 1921, p. 78) found it growing well with a maximum illumination of $\frac{1}{650}$ in caves in Europe. ¶

It does not seem necessary to assume that *Schistostega* and most other cave mosses live saprophytically, even partially. The CO₂ concentration in caves is probably considerably higher¹⁾ than in the atmosphere in general. Since an increase in the CO₂ concentration must raise the light intensity at which light becomes the limiting factor for assimilation, it may be said to raise the "efficiency" of the light! It would be of great interest to know the compensation point (light intensity at which assimilation balances respiration) for some of these cave mosses at the temperatures under which they normally live.

It is likely that some at least of the bryophytes living in the deep shade of tropical and temperate forests are intolerant of strong light as well as of high rates of evaporation. In deciduous forests the question is complicated by the fact that there is a „light phase” in winter when the mosses can assimilate actively, even if they live under light limited conditions during the „shade phase”. If, as SCHNETZLER (Procès verbal Soc. Vaudoise Sci. Nat., 6 May, 1878) says, there is some reason for thinking that some mosses can produce fruit under a snow covering, it is likely that mosses can assimilate at very low temperatures and therefore make good use of the „light phase”. In the mild winters of England, woodland mosses seem to grow more vigorously in the winter than during the rest of the year.

In tropical rain-forests there is no „light phase” and the shade is very deep, nevertheless the light climate²⁾ is not comparable with that in a cave because the canopy allows sunflecks to reach the ground. The author³⁾ found that there was no part of the British Guiana rain-

¹⁾ See LUNDEGÅRDH, Environment and Plant Development. Trans. E. Ashby; London, 1931, p. 271. No measurements are quoted.

²⁾ Cf. GIESENHAGEN, *op. cit.* pp. 727—8 and G. KARSTEN („Das Licht im tropischen Regenwalde”. Vegetationsbilder, 16, Hft. 3, 1924).

³⁾ The author is preparing a paper on the ecology of the bryophytes in the rain-forest of British Guiana.

forest where the canopy was thick enough to prevent sun-flecks from reaching the forest floor. The lowest light intensity measured (at breast height) was $\frac{1}{200}$, but as the photometer was moved about during measurements this figure is a rough summation of the conditions in the sun-flecks and in the shade and therefore gives an unduly favourable idea of the light climate. *Pilosium flaccisetum* and other species formed dense carpets on rotten logs even in the deepest shade. In tropical forests, as in caves, the low light intensity is probably partly compensated by high CO₂ concentration, which may be ten times the normal value (R. C. MCLEAN, Journ. Ecol. 7, 1919, pp. 156—157).

Sphagna in general are intolerant of shade, though a few species (*S. quinquefarium*, *S. squarrosum* etc.) can bear a certain amount. This may be the main reason for their comparative scarcity in the tropical lowlands, where there is comparatively little uncultivated land not covered with trees.

While dealing with the light factor something may be said on the question of the aspect of moss habitats. The moss vegetation on rocks is often different on the different aspects and certain species are often confined to certain aspects. For instance in the Land's End district of England *Dicranum Scottianum* grows abundantly in the horizontal crevices of the granite rocks, but only in those facing south-west. A table of the mosses growing on different aspects of conglomerate rocks in the Lake of Geneva is given by AMANN (*op. cit.* pp. 27—8), with other interesting observations on the subject. L. LOESKE has also discussed it briefly (Sitzber. d. bot. u. zool. Ver. f. Rheinl. u. Westf. 1927). It seems certain that the light factor is not the effective one in these cases, it is even doubtful whether it plays any part in them at all. In many cases the relation to the direction of the prevalent or rain-bringing winds is probably important.

§ 5. **Temperature.** This factor is complex in that we do not know whether to look for the effective (i. e., „limiting“) factor in the mean annual, the absolute maximum or minimum, the average daily maximum or minimum temperature etc., so knowledge of the temperature climate of a habitat must be very complete before it can be applied for ecological purposes. Further, we need to know the “micro-climate”

of the actual spot in which the plant is growing, rather than the "macro-climate" recorded by the meteorologist. How little use the ordinary data are to the ecologist is brought out very clearly by SCHADE's¹⁾ work (*op. cit.*, 1917) on the temperatures in tufts of *Webera nutans* and *Leptoscyphus Taylori* on rocks in Saxony. Thermometers were actually buried in the tufts and frequent readings were made over a period of several years. Though the two plants grew only 50 m. apart their average yearly temperature ($\frac{\text{maximum} + \text{minimum}}{2}$) differed by 17.1°C, (the *Webera* was fully exposed to the sun, the *Leptoscyphus* was shaded by trees). The temperature of the moss tufts was found to fluctuate between that of the air and of the rock on which they were growing. In winter it was noticeably higher than that of the surrounding air and often after many days of frost drops of unfrozen water could be found on the moss-tufts.

There seems to have been no experimental work on the upper limits of temperature which mosses can survive, but AMANN (*op. cit.* pp. 9 and 13) gives some examples of the high temperatures they may have to endure in certain habitats. Thus, the temperature in tufts of *Barbula revoluta*, *Tortula muralis* and *Orthotrichum anomalum* growing on a wall in the sun at Lausanne was found to be 52° on an August day at 3 p. m. when the air temperature was 31.5°. In hot springs mosses can grow in water which is constantly about 40° (v. AMANN, *loc. cit.*). A. HESSELBO ("Bryophyta of Iceland", Botany of Iceland, Part. 2. Copenhagen, 1913, pp. 578—9) mentions a slope in Iceland down which boiling water was flowing and bryophytes appeared when the water had cooled to 25°—40°, though *Cyanophyceae* appeared before.

IRMSCHER (*op. cit.*) made a full experimental study of the resistance of mosses to low temperatures. For several mosses the lower limit of survival was about — 20°. For *Schistostega* it is of this order (TODA, *op. cit.*). Such lower limits are only of importance for mosses which are not normally covered with snow in winter. As is well known snow-free spots in the Alps have a peculiar vegetation: a characteristic bryophyte is *Polytrichum strictum* (AMANN, *op. cit.* p. 62).

Exclaves of species are found to the north of their normal geo-

¹⁾ Another paper on the same subject has recently appeared:- F. A. SCHADE (Sitzber. u. Abh. d. naturw. Ges., Isis", Dresden, 1927—1928, pp. 38—55).

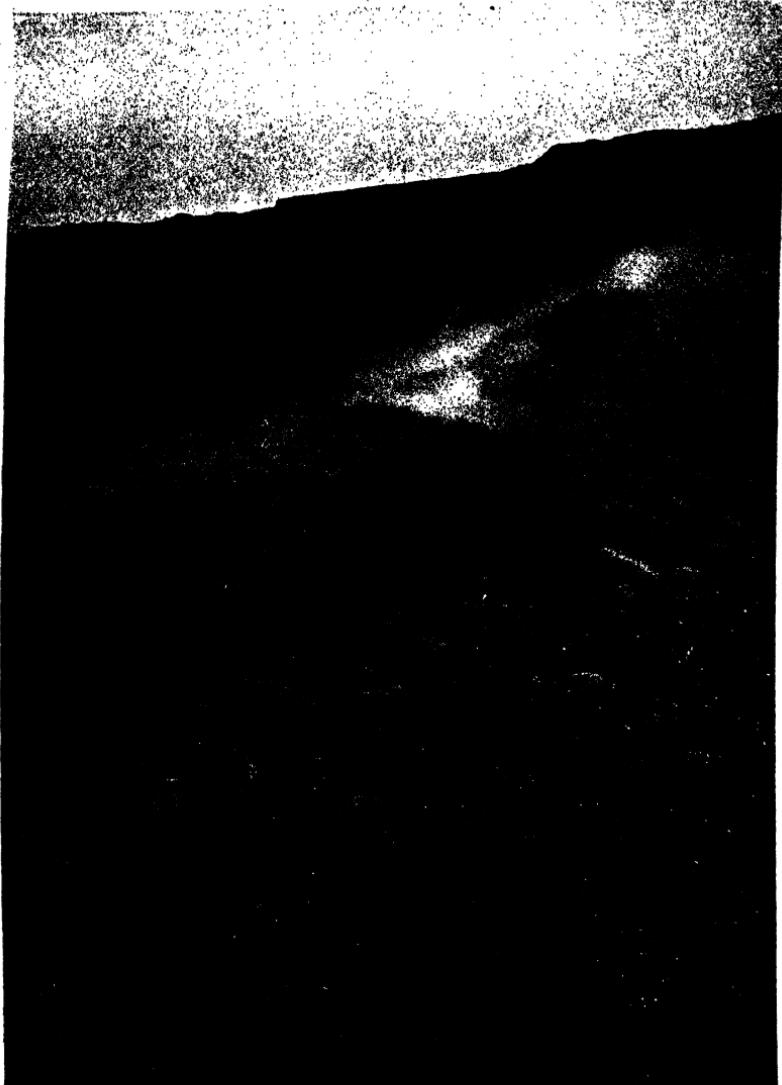


Fig. 1. Zonation of bryophyta by the outflow of a hot spring in Iceland. Nearest the water is a dark belt of liverworts and *Archidium*, then a broad belt of *Sphagnum* cushions and outside that (the dark patch in the foreground) are *Hypnum* (sensu lato) carpets. — After HESSELBO.

graphical range near hot springs and in such cases there can be no doubt of the importance of the temperature factor. According to HESSELBO (*op. cit.*) sixteen species, including *Archidium alternifolium*, *Anthoceros punctatus* etc. are said to be confined in Iceland to the neighbourhood of hot springs, another ten occur also elsewhere, but only rarely. Six out of these twenty-six are species of *Sphagnum*, a fact which strongly supports the theory that the rarity or absence of *Sphagna* in Arctic and high alpine regions is due to the temperature factor. Round some of these springs in Iceland there is a regular zonation, apparently dependent on the temperature gradient. Thus round one spring was an innermost zone of *Archidium*, *Fossombronia Dumortieri* etc. then a *Sphagnum* zone, finally a zone of *Hypna* (See Fig. 1). The occurrence of species of the almost entirely tropical genera *Calymperes* and *Barbella* by warm springs on islands in the Mediterranean is another interesting example.

§ 6. **Water.** Mosses in their relations to water fall naturally into two groups, the aquatic and the terrestrial, with a large intermediate class ("helophytes").

The ecology of aquatic bryophyta has been little studied. (But see H. FUCHSIG, Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 12, 1924, pp. 175—208). Most of them belong to the benthos, but *Riccia fluitans* and *Ricciocarpus natans* are found floating on still waters. No truly planktonic Musci are known, though benthic species (e.g. *Fontinalis antipyretica*) sometimes break away from their attachments and continue to grow when floating freely.

Aquatic bryophytes are affected by light, temperature, acidity etc. in much the same way as terrestrial and we must confine ourselves here to a few remarks on some factors peculiar to the water environment.

The depth to which mosses can grow depends, among other things, on the turbidity of the water: ultimately it must be governed by the illumination. In clear lakes it may be considerable, as in the case of *Thamnium Lemani* at 56 m. already referred to. In Crystal Lake, Wisconsin, where the water is clear enough for a white disc 15 cm. in diameter to be visible at 10 m. below the surface, *Fontinalis antipyretica* and a form of *Drepanocladus fluitans* were found growing at a depth of 19 m. (R. S. WILLIAMS, Bryol. 33, 1930, p. 32). In the Lunzersee FUCHSIG (*loc. cit.* p. 199) found *Fontinalis antipyretica*

beds abundant at 15 m. and occasional at 19 m.¹⁾ Rivers probably seldom have bryophytic vegetation at any considerable depth, but *Trichostomum Baurianum* and *Fissidens grandifrons* have been found at 8 m. in Swiss rivers (AMANN, p. 43).

Great differences are found between the bryophytic vegetation of lakes, slow rivers and swift streams. Some part of the differences is probably due to the different rate of movement of the water, though the temperature climate in the three types of water is quite different. The rate of movement will act on the mosses by affecting the aeration of the water and by its mechanical action. A zonation should therefore be set up of species in one direction increasingly tolerant of poor aeration and in the other increasingly able to stand great pulling stresses. Such zonations undoubtedly exist, but have not been demonstrated so far. The importance of aeration is suggested by W. H. PEARSALL's observation, (Journ. Ecol. 5, 1917, p. 191) that in an English lake the *Fontinalis* associates occurred only near stream mouths, apparently because of the better aeration. Streams which are fast flowing and at the same time carry much solid matter in suspension, such as glacier torrents, have no bryophytic vegetation.

In waters which have large fluctuations of level mosses are usually scarce or absent, but in some rivers there is a special community inhabiting rocks or wood which are submerged for part of the year only. In the rivers of tropical South America rocks which are submerged only in the wet season have a characteristic flora including *Potamium* and *Potamojeunea* spp. On the banks of rivers in northern Europe a definite community (*Leskeia polycarpa*, *Tortula mutica* etc.) inhabits the zone liable to flooding in winter.

Terrestrial and epiphytic bryophyta, having no roots, are more dependent than higher plants on atmospheric moisture and seem to be more sensitive to the saturation deficit, the wind velocity and other factors affecting the rate of evaporation of their habitat. Owing to their power of absorbing water from a saturated atmosphere (see K. MÜLLER, Jahr. f. Wiss. Bot. 46, 1909, p. 587) and of holding large amounts of it by capillarity, they have important reactions on the habitat.

In their water requirements they vary from species like *Jubula*

¹⁾ *Bryknia Nakanoi* was found at a depth of 19 m. in a Japanese lake, according to V. F. BROTHÉRUS (Nat. Pflanzenfam. Ed. 2, Bd. 11, Leipzig 1925, p. 367).

*Hutchinsiae*¹⁾) which grow only in shady places in the spray of waterfalls to species which can live on the driest rocks. The greatest abundance of the group as a whole, both in species and quantity, is found on the wet montains of the Tropics. For some unexplained reason the great rain-forests of the tropical lowlands are far poorer, equal areas being compared, than most parts of the temperate zone.

Many bryophytes have very narrowly and sharply defined water-requirements. Thus different *Sphagna* have very different habitats in relation to the water level, so that valley bogs show a well marked zonation. On the Swedish moor Degerö Stormyr, according to C. MALMSTRÖM (Medd. från Statens Skogsförskönsanst. 20, 1923, p. 184), *S. Dusenii* and *S. Lindbergii* are the most hygrophilous species and occupy the lowest zone: they are said not to withstand transplanting to drier habitats. After them come, in order, *S. riparium* and *S. compactum*, *S. recurvum*, *S. papillosum*, *S. balticum*, *S. amblyphyllum* var. *parvifolium*, *S. magellanicum*, *S. Russowii* and *S. fuscum*, finally the least hygrophilous species, *S. acutifolium*. On the heaths of south-eastern England however the author has found that *S. compactum* and *S. tenellum* nearly always form the uppermost zone and that the *Acutifolia* (*plumulosum*, *rubellum* etc.) grow considerably lower down.

Epiphytic bryophytes, and above all epiphyllae, are very sensitive to the evaporating power of the air. In Mississipi L. PESSIN (Ecol., 6, 1925, pp. 17—38) found that of the epiphytes studied by him *Frullania virginica* could withstand the least evaporation and lichens the most: mosses (*Leucodon*, *Orthotrichum* spp. etc.) could withstand an intermediate amount. Epiphyllae need a very low rate of evaporation and even in tropical rain-forests tend to be scarce in the drier places.

Some experimental work has been done on the water-relations of mosses, but there is a great need for a study of their relation to the evaporating power of the air in nature. According to F. BOAS (Hedwigia, 54, 1913, pp. 14—21) many terrestrial mosses grow quite well submerged in water culture solutions. IRMSCHER (*op. cit.*) and N. MALTA (Acta Univ. Latviensis, 1, 1921, pp. 125—9) have found that many mosses have extraordinary powers of resisting drought. Leaves of *Tortella inclinata* survived 80 weeks of air drying at room

¹⁾ Mr. VERDOORN tells me that in Malaya the subsp. *javanica* grows in dark rain-forest, not near waterfalls.

temperature, those of *Grimmia pulvinata* 60 weeks in a desiccator at 20° C. Stems and buds were even more resistant. The degree of drought resistance corresponded roughly with the conditions normally experienced by the plant, thus water and bog mosses could only survive short droughts (*Fontinalis squamosa* killed after 1 week of air drying, *Philonotis fontana* after 15—20 weeks).

In spite of these extraordinary powers bryophytes are very scarce and often quite absent in very arid regions. Little is known of the mosses of deserts, but *Tortula desertorum* has been found in the deserts of Transcasplia and L. TRABUT (Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. 18, 1927, pp. 12—13) has recorded a few species from the edge of the Sahara. W. A. CANNON (Plant World, 17, 1914, pp. 261—5), studied a species of *Plagiochasma* living on the arid Santa Catalina Mountains in North America and concluded from experiments that its drought-resisting powers were so much greater than it actually required that it was doubtful if drought was one of the factors limiting its distribution.

Wind profoundly affects moss vegetation. Its effects are particularly obvious on epiphytes. In England trees are usually moss-grown only on the western and south-western sides (which face the prevailing wind). This effect is probably due to the rain being driven against the tree-trunks. In the Guiana rain-forest trees are moss-grown on all sides, even on the topmost branches. The wind blows even more constantly from one direction than it does in England, but rain nearly always falls vertically and is not driven by the wind. W. SEIFRIZ (Journ. Ecol. 12, 1924, p. 307) considers desiccating winds an important factor in determining the altitudinal zonation of mosses in the mountain forests of Java.

Fog also probably has a marked influence. AMANN (*op. cit.* p. 60) claims that *Microlejeunea ulicina*, *Metzgeria fruticulosa* etc. are confined to those districts of Switzerland which have over 20 days of fog a year and reach their greatest abundance in districts with over 50 days, but this might be due to some other climatic factor correlated with abundance of fog.

§ 7. Edaphic factors. Edaphic factors are so complex and the interpretation of their action is so controversial, that it is very hard to deal with them at all in a short space.

The response of bryophyta to edaphic factors is certainly sharper and clearer than that of flowering plants. Some like bare soil, some humus, rock or bark: a few prefer artificial substrata such as thatched roofs (e. g., *Leptodontium gemmascens*) and mud-capped walls (e. g., *Aloina stellata*). Epiphytic and epiphyllous bryophyta are dealt with separately (pp. 387—392).

Of the action of physical edaphic factors we have little knowledge, except simple observations such as that clay soils and sandy soils have very different vegetation; even in such cases it is impossible to exclude the possibility of interference by chemical factors.

Humus is a factor of first importance. GREBE (*op. cit.*) has pointed out that many mosses usually said to grow on rocks or soil really always grow on humus. Thus *Bryum capillare*, which is often supposed to be indifferent to the nature of the substratum, always grows on a layer of humus. Tree mosses (e. g. *Orthodicranum montanum*) which occasionally grow on rocks only do so when they are humus-covered. Many bryophyta show marked preference for particular kinds of humus, thus *Tetraphis pellucida* etc., are confined to decayed wood, *Dicranella cerviculata* to acid peat. GREBE gives an elaborate classification of the different types of humus, with lists of mosses which are found growing on them. This is not the place to discuss to what extent, if at all, humus-loving mosses are saprophytic. (Possibly the micro-organisms found in different kinds of humus are an important factor.) C. SERVETTAZ' observation (Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 9, 1913, p. 214) that *Phascum cuspidatum* grew much better in pure culture in the presence of a fungus (*Oospora* sp ?), suggests that fungi, and possibly bacteria also, have much more influence on bryophyta than is generally suspected.)

Turning to the purely chemical edaphic factors, nitrogenous substances in the soil are clearly of importance to bryophyta. Certain mosses are able to stand high concentrations of them and most of these are obligately nitrophilous! The best known are the family Splachnaceae, which form a complete series from the Taylorias which grow in not obviously nitrogen-rich places to the Splachnums on dung and the Tetraplodon on carcasses. Many other mosses are nitrophilous in a smaller degree. (*Bryum gemmiparum* likes rocks over which water polluted by sewage etc. flows.) The common "weed"

mosses of gardens (*Bryum argenteum*, *Lunularia cruciata* etc.) are very likely nitrophilous.

Great carpets of moss often come up after heath and forest fires and there is a regular succession as the soil gradually returns to its normal state (See A. F. SKUTCH, *Ecol.* 9, 1929, pp. 177—190). In Britain the commonest pioneers are *Funaria hygrometrica*, *Marchantia polymorpha* and *Leptobryum pyriforme*. In many parts of the Tropics *Thysanotrichium* spp. play a similar part and in British Guiana certain species of *Campylopus* cover large areas on burnt savannah land. Since it has been shown by H. HESSELMAN (Medd. från Statens Skogsförskönsanst. Hfte. 13—14, Bd. 2, 1916—1917, pp. ci—cv of English summary) that the burning of raw humus soils causes a sudden great increase in their nitrifying power, it seems likely that some at least of these mosses of burnt ground may really be nitrophilous, as has previously been suggested by T. HERZOG (Geographie der Moose, Jena, 1926, p. 69). It is also possible that they are species which like high concentrations of potassium or of mineral salts generally — the question needs experimental study.

No fact in the ecology of mosses is more familiar or has been more often commented on than that some species (calcicole) are confined to calcareous soils, e. g., *Camptothecium lutescens*, *Ditrichum flexicaule*, while others (calcifuge) are confined to non-calcareous soils, e. g. *Sphagnum* spp., *Calypogeia* *Trichomanis*. A certain number of species, such as *Hypnum cupressiforme* are indifferent to lime.

For full lists see AMANN (*op. cit.*, pp. 96—100) and W. WATSON (*Journ. Ecol.* 6, 1918, pp. 189—198).

A long discussion of this question and the allied one of the distribution of bryophyta in relation to the hydrogen ion concentration of the soil has recently been given by AMANN (*op. cit.*), pp. 88—117 so only a little need be said about them here.

AMANN has rightly pointed out that many authors decide the presence or absence of lime on quite insufficient evidence. A species is often labelled calcicole or calcifuge merely because it is found on certain geological formations, but calcifuge species are often found on limestone, either because of leaching or because there is a superficial layer of acid humus. Calcicole species may be found on rocks supposed to be non-calcareous, because of the presence of calcareous inclusions, flushes from neighbouring limestone, or the transport of

calcareous dust by the wind. Often on rocks containing a small proportion of lime, though the vegetation is in general calcifuge, calcicole mosses are found near springs. For instance, in the mountains of South Wales the drier Old Red Sandstone rocks have a calcifuge flora including *Racomitrium lanuginosum*, *Andreaea Rothii* etc., but where water trickles out *Orthothecium intricatum*, *Ctenidium molluscum* etc. are found.

The experimental evidence is against the supposition that the effect of lime is due to the specific action of calcium carbonate or of the calcium ion. Some have supposed the real factor responsible to be the total concentration of mineral salts in the soil or the hydrogen ion concentration. It is quite possible that some species are "calcicole" for one reason and some for another, i.e. there is no need to assume that the "calcicole" mosses form a homogeneous ecological group. The same is of course true for the "calcifuge" species.

Much work has been done lately (See P. ALLORGE, C. R. Acad. Sci. Paris, 181, 1925, pp. 1154—6; M. J. KOTILAINEN, Finska Mosskulturföreningen Vet. Skr. 7, Helsinki, 1927; C. E. MONTGOMERY, Bot. Gaz., 91, 1931, pp. 225—251), on the hydrogen ion concentration of moss habitats¹⁾. Since lime is the commonest cause of a low hydrogen ion concentration in the soil calcicole mosses might also be looked on as basiphilous and calcifuge as oxyphilous. For each species there is a range of pH which it will tolerate under natural conditions and also an optimum pH (which of course will vary with other factors).

The relations of species of *Sphagnum* to lime and acidity have been much studied (See PAUL, *op. cit.* SKENE, *op. cit.* also a useful review in *Journ. Ecol.* 3, 1915, pp. 155—161). It has been established that the acidity of *Sphagnum* bogs is due to the power of *Sphagnum* cell-walls of decomposing salts and liberating the acids, probably by a colloidal adsorption mechanism. The intolerance of *Sphagnum* for lime seems to be due to the fact that the colloids became saturated with basic ions and the plant can therefore no longer maintain the acid reaction of the medium which is essential to it. PAUL divides *Sphagna* into „high-moor" species (e.g. *S. papillosum*) which can

¹⁾ Most, if not all, workers on this subject have used methods which are open to serious criticism (See W. HOSS, Beih. z. bot. Centralbl., 49, 1932, pp. 1—98).

only tolerate about 90 mg. per litre of lime in cultures and normally grow in very acid bogs and „low moor” species (e. g. *S. recurvum*) which can stand up to 200—300 mg. per litre and grow in less acid places.

C. OLSEN (C. R. Lab. Carlsberg, 15, 1923, pp. 107—113) grew several species of *Sphagnum* in water-culture solutions maintained at various hydrogen ion concentrations (See Fig. 2) and found that they only grew well within a quite narrow range of pH. Each species had a different optimum pH, corresponding more or less with the pH of its natural habitat.

Sphagna can grow well even under very acid conditions. *S. fimbriatum* has been found fruiting in an English pond where (probably owing to iron bacteria) the pH varied from 3.0 to 3.5¹⁾.

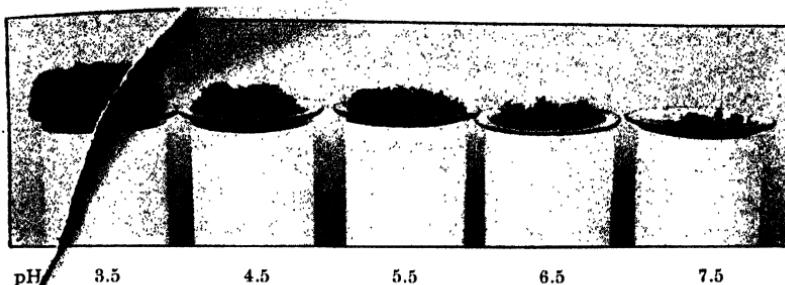
Mosses in general strongly avoid salt water. None live in the sea and few can be called true halophytes. A certain number are salt-tolerant, growing in places where they are liable to be covered by the tide or by spray, as well as inland, e. g. *Tortella flavovirens*, *Pottia Heimii*, *Camptothecium sericeum*, *Hypnum cupressiforme*. There are extremely few obligate halophytes. *Grimmia maritima* is confined to rocks just above high tide mark (almost reaching the Pelvetia zone) on the coasts of the North Atlantic. It is often covered with salt spray and never grows in inland habitats. *Pottia crinita* occurs on maritime rocks in England and Brittany and also, according to GREBE (*op. cit.* pp. 161—2) near inland salt deposits in Germany. *Dicranella salsuginosa* of the Japanese coast is a true halophyte according to S. OKAMURA (Tokyo. Bot. Mag. 1911, pp. 113—119. Summary in English, Bryol. 1913, p. 46). The moss contained 28 % of NaCl after washing and drying. Various mosses such as *Glyphomitrium Daviesii* and *Ulota phyllantha*, which very rarely occur except on maritime rocks, may perhaps be halophilous to some extent.

Some mosses can grow where the concentration of salts is permanently very high; notably *Funaria hungarica* which lives on the salt lands of Hungary and *F. Sickenbergii* which grows among crystals of MgSO₄ on the edge of the Egyptian shotts (mentioned by AMANN, *op. cit.* p. 119).

Gypsum has some effect on mosses. *Tortula Fiorii* is the only

¹⁾ I have to thank Mr. A. G. LOWNDES for this observation.

S. rubellum



S. recurvum

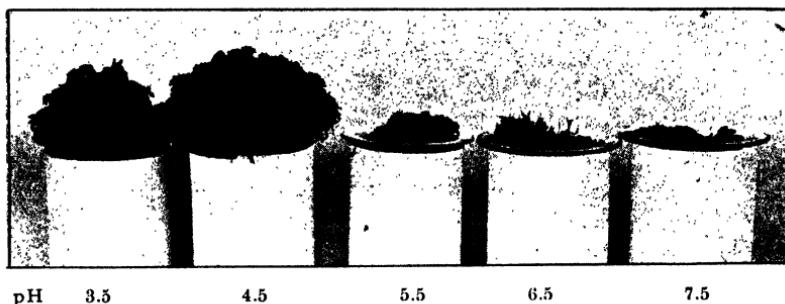


Fig. 2. The growth of two species of *Sphagnum* in nutrient liquids of different hydrogen ion concentrations. — After C. OLSEN.

The culture liquid consisted of (Copenhagen?) tap-water, to which 0.075 gm. KNO_3 , 0.035 MgSO_4 , 7 H_2O , 0.050 CaCl_2 , 6 H_2O , 0.025 KHPO_4 were added. The pH was regulated by adding small amounts of HCl or NaOH. The culture liquid was renewed about three times every 24 hours.



Fig. 3. Epiphyllous liverworts and lichens on the leaf of a young tree in the rain-forest of British Guiana. Magnified four times.

a. *Cyclolejeunea peruviana*, b. *C. contexistipa*, c. *Drepanolejeunea crucianella*.

Photo by T. G. Tutin.

definitely gypsophilous species and it may be only a modification of *T. atrovirens*, but several mosses can be found under conditions such that gypsum may crystallize out on the leaves. (AMANN, *op. cit.* p. 101).

Several bryophyta are said to have a strong liking for copper-bearing rocks and are often found on the refuse of copper mines (e. g. *Cephaloziella Massalongoi*, *Gymnocolea acutiloba*, *Mielichhoferia nitida*).

✓ § 8. **Epiphytes and Epiphyllae.** Corticolous mosses fall naturally into two groups, those growing round the base of the tree where there is much humus and those growing on the trunk and branches. In tropical forests the latter can be divided again into a community living on the upper branches in full sun and a shade community living in the lower part of the crown.

The chief ecological factors affecting corticolous vegetation are the position of the tree with regard to light, wind and rainfall, its species, its age and the nature of the substratum on which it is growing (*Cf. OLSEN, op. cit.*). Here we are only concerned with the last three.

That the epiphytic moss vegetation is different on different species of trees is well known and occasionally the specificity to a particular "host" is very striking. Thus in the rain-forest of Guiana *Moenkemeyera Richardsii*¹⁾ shows a striking preference for the bark of the small tree *Miconia Plukenetii*: in one locality the author saw it 7 times on this tree, once on another similar species of *Miconia* and only twice on trees of other genera. The preference was understandable as the texture of the bark in *M. Plukenetii* was unlike that of the other trees. The lack of epiphytic mosses on some trees (e. g. *Betula* and *Pinus* spp.) is perhaps due to the continual peeling of the bark.

The age of a tree is important because it affects the thickness, degree of roughness and therefore the water-holding power of the bark, also the amount of adhering humus and dust.

Several observers have noticed that the epiphytic moss vegetation on the same kind of tree varies with the chemical nature of the soil on which it is growing (*Cf. OLSEN, op. cit.* L. LOESKE, Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 42, 1901, p. 92). In England the bryo-

¹⁾ This species will be described in a forthcoming number of the Kew Bulletin.



Figs. 4—6. The succession of epiphyllae on the leaves of a young tree in the under-growth of the British Guiana rain-forest.

The shoot bore successively older pairs of opposite leaves.

Photos by T. G. TUTIN

Fig. 4. Fourth node from the terminal bud.

Beginning of colonization, *Leptolejeunea polyrhiza* and *Radula flaccida*.



Fig. 4. Tenth node from the terminal bud.

Most abundant species *Cyclolejeunea convexistipa*, some *Leptolejeunea polyrhiza* and *Radula flaccida*, traces of *Cyclolejeunea peruviana* and *Drepanolejeunea crucianella*. Various lichens.

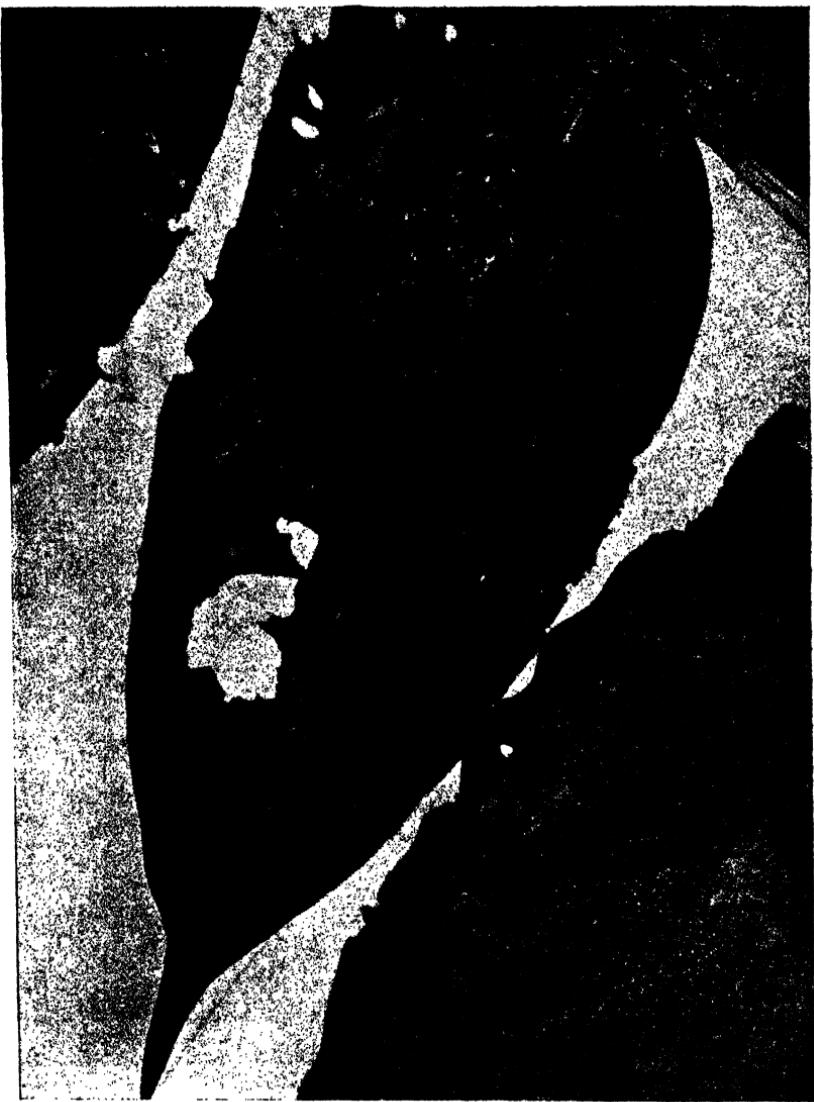


Fig. 5. Seventeenth node from the terminal bud.

Last stage. Nearly the whole leaf surface covered by a felt of *Cyclolejeunea convexistipa*; one plant of *C. peruviana*. Lichens scarce.

phyta on *Fagus* are different according to whether the tree is growing on calcareous or non-calcareous soil. Some light on this point is given by L. PESSIN (Ecol. 6, 1925, pp. 17—38) who gives evidence that epiphytes obtain their nitrogen from the humus of the bark on which they are growing, but their silica and other mineral elements from dust carried by the air.

Epiphyllous bryophyta grow only on long-lived leaves in places where the air has always a very small saturation deficit. They are characteristic of tropical rain-forests, but may also be found outside the Tropics where conditions are suitable, e. g. in Japan, (V. SCHIFFNER, Ann. Bry. 2, 1928, pp. 87—106), sparingly on *Ilex Perado* etc.¹⁾ in the Azores.

Few Musci are truly epiphyllous (e. g. *Crossomitrium* spp. in South America and the common Malayan *Floribundaria floribunda*), the commonest epiphyllae being hepaticae, but mosses growing on twigs often spread on to leaves (*Meteoriopsis patula* often does this). It is possible that their spores lack the power of establishing themselves on very smooth surfaces. Though epiphyllae prefer thick leathery leaves, they are also common on leaves of thinner texture, e. g. on *Marantaceae* in South America and on filmy ferns. They do not avoid hairy leaves, but leaves with an "unwettable" surface tend to be free from them. On very finely divided leaves, such as those of many *Mimosaceae*, young plants establish themselves, but never grow to any size.

The well-known statement of JUNGNER (Bot. Centralbl. 42, 1891, pp. 353—360) that epiphyllae are less abundant on leaves provided with a drip-tip than on those without one, has been contradicted by most later observers. (See W. BUSSE, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 23, 1905, pp. 164—172 and F. SHREVE, Journ. Ecol., 2, 1914, pp. 86—87). (In any case the value of such protective adaptations is doubtful, as epiphyllae do not seem to become abundant enough to interfere seriously with the assimilation of the leaf till it is nearly ready to be shed.)

The author has found that in the Guiana rain-forest there are some indications of a succession among the epiphyllae. This can best be observed on plants with long horizontal shoots bearing pairs of

¹⁾ Specimens recently sent to me by Mr. A. P. G. MICHELMORE.

opposite leaves. When the leaves are followed back through successively older nodes the number of species of epiphyllae increases steadily. Lichens, which are often conspicuous on the young leaves, tend to become ousted by hepaticae. The oldest leaves are usually covered by a dense felt of hepaticae in which seedling Tillandsias and other epiphytic flowering plants may germinate. These felts generally consist of one or two species which have become dominant at the expense of the rest. Ultimately however the leaf falls and the life of the little community comes to an end.)

§ 9. Biotic factors. We know very little of the biotic relations among bryophyta themselves or of what makes certain species victorious in competition. D. DE VIRVILLE's observations (C. R. Acad. Sci. Paris, 180, 1925, pp. 391—3) on *Lophocolea bidentata* suggest that there may be intimate symbiotic relationships in many cases. The rhizoids of this plant were found to make very close contact with the cell walls of various mosses. Experiment showed that methylene blue could easily pass through from the moss to the liverwort, so it is likely that food substances would do so also.

Successions show how one type of organism prepares the way for others. On rocks the first colonizers are usually algae and encrusting lichens. Bryophyta come next and these may then be displaced by "shrubby" lichens and flowering plants (see C. SCHROETER, "Pflanzenleben der Alpen", Zürich, 1923, pp. 765—766). On sand-dunes (P. W. RICHARDS, Journ. Ecol. 7, 127—140) mosses are the pioneers, but are later replaced by lichens. Finally, when a close turf of *Carex arenaria* etc. has been formed mosses return, since the larger species are better able to compete against higher plants than the very slow-growing lichens. There is some evidence that the suppression of mosses by lichens is an active, parasitic process (H. ZUKAL, Oest. Bot. Zeitschr. 29, 1879, pp. 189—191; F. P. McWHORTER, Bot. Gaz. 72, 1921, pp. 321—5).

Moss carpets, probably owing to their power of retaining water, play an important part as seed beds for flowering plants, especially on rocks. Thus OETTLI found that on the limestone cliffs of the Kurfirschen in Switzerland *Globularia cordifolia*, *Thymus* sp. and *Saxifraga Aizoon* usually germinated among moss; WETTER even says that *Saxifraga Cotyledon* germinates only in moss carpets (C. SCHROE-

TER, "Pflanzenleben der Alpen", Zürich, 1926, p. 766). In English beechwoods however moss carpets tend to hinder regeneration by preventing the seeds from becoming buried in the soil.

Owing to their small size and restricted growth mosses are always at a great disadvantage in competition with vascular plants and it is roughly true to say that any factor which checks the growth of herbaceous plants favours moss vegetation. On English heaths rabbits by eating down the *Calluna* cause a great increase in the luxuriance of the mosses and lichens (See E. P. FARROW, Plant life on East Anglian Heaths, Cambridge, 1925, pp. 61—2). Mosses are very easily suppressed by the dead remains of higher vegetation. They are completely eliminated by the litter of dead fronds in *Pteridium* communities. Owing to the continual rain of dead leaves, bryophyta are absent from the floor of tropical rain-forests, except where bare soil is exposed temporarily, as by the roots of fallen trees; earth mosses (e. g. *Fissidens* spp.) are sometimes also to be found on termites' nests.

§ 10. **Reactions of bryophytes.** This short survey may be concluded by a few remarks on the changes the bryophytes produce in their habitats, i. e. their "reactions" in the sense of CLEMENTS.

That such small and comparatively slow growing plants should be able to produce important changes in their habitats is mainly due to the fact that they are social organisms and only those species with a well-marked social habit have perceptible reactions.

We may classify the reactions of bryophytes roughly into, (i) formation of new rock and (ii) modification of the environmental factors at the surface on which they grow.

The only mosses which can be called rock-forming are those which bring about the deposition of large masses of tufa (travertine) in streams and springs rich in calcium bicarbonate. An interesting account of tufa formation by mosses in a stream in the Binntal (Switzerland) is given by W. A. MACFADYEN (Geol. Mag. 65, 1928, pp. 1—5), who also gives references to other papers on the subject. In the north temperate zone the chief tufa-building bryophytes are *Cratoneuron commutatum* (agg.), *Eucladium verticillatum*, *Hymenostylium curvirostre*, *Didymodon tophaceus*, *Pellia Fabroniana* and, on a very small scale, *Lophozia turbinata*.

A very remarkable case of tufa formation was observed in the Northern Shan States (Burma) by T. H. D. LA TOUCHE (Mem. Geol. Survey of India, 39, part 2. 1913, pp. 325—329). A moss, later identified by H. N. DIXON as *Barbula inflexa*, had formed a series of natural barriers or weirs across a river. The growth of the weirs was most active at the edge, where the current was most rapid, possibly because the growth of the moss was favoured by the better aeration of the water.

The exact mechanism of the deposition of tufa by mosses does not seem to be at all clear. Č. MRÁZEK ("Sur la biologie et la physiologie des mousses formant des tufs". Repr. from Bull. Internat. de l'Acad. des Sci. de Bohème, 1924) considers that in the case of *Pellia Fabbro-niana* it is due to an alkaline excretion which precipitates calcium carbonate from the bicarbonate solution. This alkaline substance is said to be excreted even when the plant is grown in calcium-free culture solution or in distilled water. At least in some cases however it seems possible that the carbonate is precipitated merely because the water loses the carbon dioxide necessary to keep the bicarbonate in solution. The loss might be due either to the tension of carbon dioxide in the water slowly coming into equilibrium with that in the atmosphere or to the abstraction of carbon dioxide by the assimilation of the mosses.

The part mosses play in the formation of peat is so well known that it is only necessary to mention it here. In some regions, e. g. in Tierra del Fuego, the chief peat formers are not bryophytes, but flowering plants: this is also true of many European marshes with neutral or basic ground water, such as the English fens.

On mobile sandy soils mosses act as collectors of sand, though their action is not comparable with that of "sand-binding" grasses like *Ammophila*. Some notes on the colonisation of coastal sand-dunes by mosses have been published by the present writer (Journ. Ecol. 17, 1929, pp. 127—140). The common pioneers in this habitat in north-western Europe are *Tortula rurdliformis*, *Brachythecium albicans*, *Camptothecium lutescens* and *Ceratodon purpureus*. The *Tortula* is much the most abundant and characteristic. It forms a close and effective covering to the surface and its dead remains add to the humus and therefore to the water-holding power of the sand. By rapid upward growth and by the hygroscopic movements of the leaves it is able to

survive burying by blown sand and old tufts may show a stratification representing several successive burials. W. LEACH (Journ. Ecol. 19, 1931, pp. 98—102) has described how *Polytrichum piliferum* and *P. juniperinum* play a similar rôle on sandy heaths in some parts of England. Like *Tortula ruraliformis* they collect sand and grow up actively through it when buried: in this way they may raise the surface of the ground by many centimeters in a short time.

Mosses on roofs and walls also collect large quantities of soil and humus. Near dusty roads the tufts may in this way become so round and swollen that they can be blown away by the wind.

Very little is known as to the manner in which mosses modify the ecological factors at the surfaces on which they live, but the fact already mentioned, that some flowering plants nearly always germinate in moss tufts, shows that their reactions in this respect are considerable.

It is certain however that moss carpets have a great water-holding power compared with other kinds of vegetation. According to BÜHLER (quoted by GREBE, *op. cit.* p. 123) in a beechwood the water-holding power of a moss carpet is about four times that of a dead-leaf carpet. Owing to their peculiar structure the water-holding power of the Sphagnums and Leucobryums is very much greater than that of other bryophytes: M. DÜGGELI (quoted by K. MÜLLER, Jahrb. f. wiss. Bot. 46, 1909, p. 590) found that the amount of water absorbed by *Sphagnum* is of the order of twenty times its own dry weight, the exact ratio varying with the species. It is therefore not hard to understand the familiar fact that it plays a large part in the destruction of forests. How far this succession from forest to bog is due to changes in the height of the water-table or in climate is a controversial question: it has been discussed for instance by F. E. CLEMENTS ("Plant Succession", Washington, 1916, pp. 157—167).

From what has been said on p. 383 it will be clear that *Sphagnum* also reacts on its habitat by raising the hydrogen ion concentration. Thus AMANN and F. CHODAT (quoted by AMANN, *op. cit.* p. 93) have found that the water squeezed from *Sphagnum* tussocks is more acid than that of the pools in which they are found.

BRYOPHYTA

Archegoniatae containing chlorophyll, having two distinct, but closely connected and continuous phases of growth or alternating generations. Terrestrial, epiphytic or rarely aquatic plants. Gametophyte (sexual, haploid generation) at some time dependent on liquid water for its development. Spore—Protonema—Plant, generally differentiated into caulidium (stem) and phyllidia (leaves); occasionally the caulidium may be broadened or otherwise modified and the phyllidia reduced etc. Growth by segmentation of an apical cell. No vascular system; a simple conducting strand often differentiated. Vegetative reproduction by various methods. Archegonia and antheridia (with various kinds of protective envelopes), paraphyses. Egg-cell and motile spermatozoids (with 2 cilia). Sporophyte (asexual, diploid generation). Seta. Capsule.

MUSCI

Protonema usually strongly developed, filamentous or plate-like, seldom persistent, generally forming many plants. Apical cell 2- or 3-sided. Gametophyte generally radially symmetrical. Conducting strand simple, histologically differentiated. Archegonia always borne apically, generally in special buds. Covercell of the archegonium maintains its power of division for a relatively long time. Seta firm and wiry, completing its development before the capsule. Archegonium wall forming vaginula and calyptra. Apophysis. Annulus. Peristome. Columella.

HEPATICAE

Protonema much reduced, often forming only one plant. Apical cell 2 or 3 or 4-sided. Vegetative body generally dorsiventral and bilateral, either with two lateral rows of leaves and a ventral row of underleaves or the vegetative body is more developed and thalloid (often with ventral scales). Oilbodies of special and constant form. Archegonia borne apically or laterally on the stem. Cover cell of the archegonium maintains its power of division only for a short time. Seta soft not developing more quickly than the capsule. Calyptra persistent or evanescent, not forming a cap carried up with the young capsule. Generally no columella. Elaters.

CHAPTER XIV

CLASSIFICATION OF MOSSES

by

H. N. DIXON (Northampton)

§ 1. Historical Sketch. HEDWIG¹⁾ was the first to propose anything like a natural system of mosses based on morphological characters; founded almost entirely on the peristome and the inflorescence. That he had selected a really important character in the peristome is manifest from the fact that a considerable number of his 35 genera stand at the present time, retaining a fairly similar connotation. The artificial nature, however, of a system based entirely on peristome characters (as they were known in his time), is shown from the fact that, e. g., *Pterigynandrum* is brought close to *Encalypta*, and *Funaria* to *Hypnum*; while *Webera* (with *W. nutans* and *W. longicolla*) is widely separated from *Pohlia* (*P. elongata*). Nevertheless it was a really sound attempt to systematize the mosses, and the first that could claim in any way to be a truly scientific treatise, and as such it has been chosen as the starting point of bryological nomenclature.

The next modification of primary importance dates from the monumental *Bryologia Europaea*²⁾. In this work a greater value was attributed to vegetative characters than had previously been the case. The Acrocarpi and Pleurocarpi formed the primary divisions of the whole sub-class of the Bryales; and the genus *Hypnum*, which had for so long reigned supreme, was divided up into more than a dozen genera. *Thuidium*, *Pseudoleskeia*, *Brachythecium*, *Amblystegium*, etc., appeared for the first time in bryological literature.

The 35 genera of HEDWIG were thus increased (for Europe alone)

¹⁾ Species Muscorum (1801).

²⁾ *Bryologia Europaea seu Genera Muscorum Europaeorum monographice illustrata auctoribus PH. BRUCH et W. P. SCHIMPER et TH. GUEMBEL. 1836—1855.*

to 135, and no great departure from the general arrangement of the Families and Genera in the *Bryologia Europaea* has until recent times been made, so far as concerns the mosses of the temperate regions of the world.

CARL MUELLER in the *Synopsis*¹⁾ followed a system that was peculiarly his own; but as it was largely artificial in its arrangement, and has not been widely followed, it is hardly necessary to deal with it at length.

Recent modifications of the older systems have been brought about, partly by new scientific considerations, partly by more detailed examination of the structure of mosses. Among these certain outstanding ones may be mentioned.

The gradual acceptance of the doctrine of evolution has placed all taxonomy on a new plane. Resemblances and differences between organisms mean something entirely different from what they meant before. It is the business of the taxonomist not only to tabulate and classify differences and resemblances, but so to classify them that the relationships between the organisms shall thereby be brought out. Resemblances may indicate relationship, but they may not. Wide apparent differences may suggest wide divergencies of origin, but they may be only apparent, not fundamental ones. The taxonomist has to lay down a system which shall, so far as possible, indicate the actual phylogenetic relationship of the plants with which he is dealing. How difficult, or rather how impossible this is in the case of mosses will be explained in the next section.

Partly arising from the above alteration in outlook, partly based on observations which would have been possible without them, one or two general principles have arisen which have considerably refined the classification of mosses. Up to quite recent times the *bryales* (i. e. the mosses excluding *Andreaeales* and *Sphagnales*) have been frequently or even usually divided into the *Cleistocarpaceae* and *Stegocarpaceae*, the former being the lowly developed „phascid” mosses, in which the sporophyte is generally reduced to an almost or quite sessile, spherical or elliptic capsule, with no defined, separating lid, and with consequently no peristome. As lately as 1890,

¹⁾ *Synopsis Muscorum Frondosorum omnium hucusque cognitorum*, auct. Dr. CAROLO MUELLER. 1849.

LIMPRICHT retained this classification¹⁾. The grouping these together however, separate from the rest of the acrocarpous mosses, clearly brought together plants which from the gametophyte characters were shown not to be allied, and it became recognized that they are in most cases at least, (not in the *Archidiaceae*) reduced and simplified forms from originally more highly developed ones, and when separated out between the *Ditrichaceae*, *Pottiaceae*, and *Funariaceae*, they are recognized at once as having found their natural affinities.

In a similar way, the genus *Gymnostomum*, founded by HEDWIG to include mosses in which the peristome was absent, has been recognized to be a quite unnatural one. Not that there are no truly gymnostomous genera, but that the absence of a peristome does not necessarily indicate a wide divergence from species, otherwise nearly related, in which a peristome is present.

One of the main factors in leading to a considerable alteration in the principles of the classification of mosses was created by the investigations of PHILIBERT²⁾ into the minute structure of the peristome. These studies proved that certain peristome characters were basal, and could not be left out of account in considering the phylogeny of the mosses. They brought out, for example, the essential affinity between the Bryoid and the Hypnoid peristome, the essential difference between the *Haplolepideae* and the *Diplolepideae*, etc., resemblances and differences which must outweigh resemblances and differences that might obtain in the gametophyte.

The system employed by JAEGER³⁾ is very greatly based on that of the *Bryologia Europaea*, with exotic genera intercalated in their appropriate places. *Calymperaceae*, *Erpodiaceae*, and *Hypopterygiaceae* are the only new families introduced. That of BROTHERUS⁴⁾ in the *Musci*, Ed. I, does not greatly differ in the general arrangement, but there is some regrouping, as for instance between the *Dicranaceae* and the *Pottiaceae*; the *Weisiaceae*, *Seligeriaceae* and *Leptotrichaceae* of JAEGER disappearing, and their genera being dispersed between the two families mentioned; this re-arrangement is based

¹⁾ Die Laubmose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. K. GUSTAV LIMPRICHT (1890—1904).

²⁾ Études sur le péristome. Revue Bryologique, XI (1884), sqq.

³⁾ Adumbratio florae muscorum. JAEGER & SAUERBECK. 1870—78.

⁴⁾ Musci, in ENGLER & PRANTL, Pflanzenfamilien. V. F. BROTHERUS. 1898—1909.

chiefly on cell structure, and leads to a decidedly more natural grouping.

The most recent and most radical modification of the preceding systems has been made by the late Prof. MAX FLEISCHER. In the Introduction to Vol. II of the *Musci der Flora von Buitenzorg*¹⁾ this author has outlined his system, in which the mosses with Diplopideous peristome are brought into one group, the *Metacranales*, which are divided into the *Bryoideae* and the *Isobryoideae*, the former group comprising the *Bryaceae*, *Rhizogoniaceae*, *Bartramiaceae*, and allied families, with *Spiridentaceae*, brought from the pleurocarpous mosses; the latter the *Orthotrichaceae* and many of the pleurocarpous families. In Vol. III of the same work the arrangement is somewhat modified, while in the Introduction to Vol. IV the author gives a general conspectus of his system, slightly altered from the previous volumes. This is reproduced, with some slight modifications, in a paper in *Hedwigia*²⁾.

The principal alterations in FLEISCHER's system — apart from the splitting up of the larger genera into a considerable number of smaller ones — are as follows. The division between *Acrocarpous* and *Pleurocarpous* mosses is ignored, e. g. *Spiridentaceae* and *Hypnodendraceae* being brought out of the latter and placed among the *Eubryales*, while the *Orthotrichaceae* are placed with the *Erpodiaceae* as "Unterreihe Orthotrichineae", among the *Pleurocarpous* families. The *Rhacopilineae* are transferred from the position they have usually held, near *Hypopterygium*, to a position between *Orthotrichaceae* and *Fontinalaceae*; and the *Echinodiaceae* are placed next to *Lembophyllaceae*. A new family is created for *Sympyodon*, which is retained near to *Hookeriaceae* (*Leucomiaceae* being placed next to it), the remaining genera of *Entodontaceae* being put under the *Hypninae*.

The *Hypnobryales* are divided into two groups, *Leskeineae* and *Hypninae*, the *Amblystegiaceae* and *Brachytheciaceae* being placed under the former. Under *Hypninae* come *Fabroniaceae*, *Entodontaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Sematophyllaceae*, *Hypnaceae*, *Rhytidaceae*, *Hylocomiaceae*.

¹⁾ Flore de Buitenzorg, Ve partie, Les Muscines. Leiden. 1906—1908.

²⁾ *Hedwigia*, Bd. LXI, 1920, pp. 390—400.

Most of the changes made by FLEISCHER in this systematic arrangement will most probably meet with approval, and it is perhaps the more likely to hold the field for some time at least because BROTHERUS¹⁾ in the second edition of the "MUSCI" has adopted it almost in its entirety. In the arrangement I have suggested at the end of this Chapter I have made little departure from FLEISCHER's grouping, but in one or two points it appears to me capable of some slight improvement.

§ 2. General Considerations. The classification of Musci presents difficulties that are scarcely found in any other, except perhaps some of the lowest groups of plants. This arises from the fact that both gametophyte and sporophyte are highly developed and highly differentiated, as in no others among the higher groups; but the development does not proceed along similar lines in the two. Even in the *Hepaticae*, where a somewhat similar condition prevails, the same problem is not presented, because through far the largest section of these the sporogonium is fairly uniform; and where this is not the case the sporophytic characters are correlated with such distinct gametophytic ones that there is very little conflict induced between them as to the principles of classification.

In the Musci the case is very different. Both gametophyte and sporophyte are so highly developed and so complex in their variety of forms, that it is quite possible to draw up a system of taxonomy, based upon either of the two, while ignoring the other, which would result in two radically different classifications, having certain salient points in common, but for the most part running upon entirely different lines. Thus for some time the primary division of the Bryales was that of Acrocarpi and Pleurocarpi, based on gametophyte characters alone. But this had the effect of widely separating mosses with "Bryoid" peristome from those with "Hypnoid" peristome, that is to say the two most highly developed, and practically identical forms of peristome; it is clear that this is to give undue weight to gametophyte characters.

Any attempt to settle the problem by following guiding lines of phylogeny seems to leave us still more in the dark, and for the very

¹⁾ BROTHERUS, Musci, in ENGLER & PRANTL, Pflanzenfamilien, 1924—25. Ed. 2.
Manual of Bryology

same reasons. What is the relation on evolutionary lines of sporophyte and gametophyte? It is quite clear that we cannot envisage a stage when the gametophyte was fairly well developed and differentiated on present lines, while the sporophyte was of a simple nature, the latter becoming differentiated later on, on its own lines. For this would entail the supposition that all the Bryaceous, Bartramiaceous, Hypnaceous, and Pleurocarpous genera in general had attained their present vegetative development in all its various forms, and that subsequently their sporophytes commenced to develop and differentiate, from a simple form, finally resulting in such diverse types of capsule as *Bryum*, *Bartramia*, *Neckera*, and the Hypnoid mosses, but with a practically identical form of peristome developed independently in all! Parallel or convergent evolution may do a good deal, but it can hardly be called upon to this extent. It seems far more reasonable to postulate a stage when a common ancestor of all these genera possessed or rather consisted of a highly developed sporophyte with a well developed peristome, but with no gametophyte worth speaking of, and that subsequently the gametophyte generation proceeded to evolve, possibly at first on the two basal lines of pleurocarp and acrocarp, and gradually evolving all the varied modifications manifested by the genera in question, and the Families they represent, with a considerable simultaneous modification of the sporogonium, but all the time retaining, subject to certain modifications and reductions, their original type of peristome.

A parallel development might be postulated for other groups which are united by a common peristome, but with widely different gametophyte generations.

The geological evidence, unfortunately, renders us little assistance. The comparatively few mosses known from the tertiary rocks differ but little from those of the present day, while those recorded from the pre-tertiary are extremely few, and even their identity as mosses is none too certain.

§ 3. Principles of classification among the Musci. Certain basic principles at any rate may be recognized and utilized for taxonomic purposes. For one thing, it is quite clear that the main types of peristome among the *Bryales* are of great phylogenetic importance,

and are more or less primitive, viz. the *Nematodontae* and the *Arthrodontae*, the latter divided into *Haplolepideae* and *Diplolepideae*. No part of our classification based on gametophyte characters must cut across these broad lines. Thus in the Bryoid and Mnoid mosses we may have a type, such as *Leptobryum*, with linear-subulate leaves and elongate linear cells, exactly similar to some Dicranaceous mosses; or a type such as occurs in *Mnium (Trachycystis)* with small, papillose cells, characters which seem widely at variance with those which prevail, almost universally, in the group. But the position of such exceptional forms must be decided on their sporophytic characters. No Dicranaceous moss, whatever its vegetative characters and whatever the form of the sporogonium, can have a Bryoid peristome.

On the other hand, both among the *Haplolepideae* and the *Diplolepideae*, a more or less uniform type of peristome may run through a number of groups widely diversified in vegetative characters; under HEDWIG's system the members of such would all be included in a single genus, but under our more modern systems they may be placed widely apart. Thus there is an almost uniform type of peristome to be found in the *Ditrichae*, in *Trichostomum*, in *Ptychomitrium*, and in *Rhacomitrium*, and yet both sporophytic characters to some extent, and vegetative ones to a much greater extent, show that they belong to widely differing, and in most cases well circumscribed groups.

It is quite true, as LOESKE and FLEISCHER have pointed out, that each type of peristome, both *Haplolepideae* and *Diplolepideae*, show exceptional forms; e. g. certain *Dicrana* have the dorsal surface of the tooth divided vertically into two, and three, columns of plates. But this cannot mean the breaking down of the radical distinction between the two groups, any more than the absence of an outer peristome in a *Mielichhoferia*, or in a Fabroniaceous genus like *Austinia*, would place such a genus or species in the *Haplolepideae*. It is quite true also that PHILIBERT's suggestion that *Encalypta* with its divergent types of peristome marks the point of divergence of the *Haplolepideae* from the *Diplolepideae*, cannot be upheld; but it is none the less probably true that all the types of peristome within the genus are derived by reduction from a common ancestor having a double peristome, and that thus we have before us a per-

factly close parallel, though a parallel only, to the more general reduction of the Haplolepidoid peristome. It appears to me also possible, not to say probable, that such type of peristome as that of the *Orthotrichaceae* may have arisen from a common Dipolepidoid ancestor which however was not of the Bryoid type, while again the *Funariaceae* and *Splachnaceae* may well have arisen from another common Dipolepidoid ancestor, of a still different type.

A second principle is that the absence of a peristome, or a greatly reduced peristome, does not necessarily imply a widely differing relationship from a moss with a highly developed peristome. This is abundantly evident in the pleurocarpous genera, and is instanced in many others; e. g. *Webera erecta* (Lindb.) Limpr. in the *Bryaceae*, *Orthotrichum gymnostomum* in the *Orthotrichaceae*, *Dicranum gymnostomum* in the *Dicranaceae*, etc. This is most clearly and most remarkably illustrated by *Encalypta*. There are few genera so homogeneous, and so clearly differentiated from others in their vegetative characters, as well as by the very marked calyptora, and by the general form of the capsule, — few genera, in a word, so "natural" — and yet within the very limited number of species there is a wider range of peristome than in any other genus, or even Family; some species having a clearly Dipolepideous peristome, others a clearly Haplolepideous one, while in others it is greatly reduced and not infrequently entirely absent.

The same principle obtains in the gametophyte characters. It is a rather striking fact that *Buxbaumia*, with the gametophyte reduced almost as low as in any of the *Musci*, is, with *Diphyscium*, more closely related in peristome characters to *Dawsonia*, (in some respects the most highly developed form of moss) than to any other. And while many mosses with extremely low forms of vegetative development possess greatly simplified sporophytes (such as the Ephemeroid and Phascoid mosses) it must not be assumed that they are necessarily primitive forms; there is indeed good reason to think that many of them at least are degenerate forms. This is clearly the case with *Ephemeropsis* (*Nemataceae*), which with an entire lack of the ordinary vegetative organs possesses a sporophyte closely allied to the *Hookeriaceae*.

It is quite clear from these considerations that no truly phyo-

genetic arrangement is possible among the Musci. The aim of the taxonomist must be to base the primary divisions on ascertained fundamental characters of the sporophyte and peristome, and within these divisions to group the Families as far as possible on a natural system, which will be frequently, but not entirely based on gametophyte characters.

CLASS MUSCI (cf. p. 396)**SUB-CLASS I. Sphagnales.****FAMILY**

Spores developed from a distinct layer of cells, the Amphithecum. Columella developed from the Endothecium, not penetrating the spore-layer. Capsule opening by a lid. Peristome O. Capsule elevated at maturity on a pseudopodium.

Sphagnaceae

SUB-CLASS II. Andreaeales.

Spores and columella developed from the Endothecium, the Columella not penetrating the spore-bearing layer. Spore-sac not separated from the wall of the capsule by an air-cavity. Capsule opening by vertical slits.

Andreaceae

SUB-CLASS III. Bryales.

Spores and columella (the latter absent in Archidium) developed from the Endothecium, the Columella penetrating the spore-bearing layer. Spore-sac separated from the capsule wall by an air cavity. Capsule dehiscing irregularly or opening by a lid.

Clan Nematodontae.

Peristome teeth solid, not transversely barred (very faintly only in Buxbaumia); derived from several concentric layers of the cells of the sporogonium.

ORDER 1. Tetraphidales.

Protonema foliose, persistent. Capsule erect. Calyptora conical, plicate. Peristome of four solid, conical teeth.

Georgiaceae

ORDER 2. Calomniiales.

Stems erect, leaves in three series, two lateral, one ventral. Capsule erect. Calyptora cucullate. Peristome O.

Calomniaceae

ORDER 3. Schistostegales.

Protonema persistent, highly refractive. Leaves vertically set, decurrent, forming a Polypodioid frond. Cells very large. Capsule small, suberect, subglobose.

Schistostegaceae

ORDER 4. Buxbauminiales.

Capsule irregular, dorsiventrally symmetrical. Calyptora small, conical. Peristome single or double, outer teeth when present arising from several concentric layers of cells, linear; endostome a conical plicate membrane open above.

SUB-ORDER Buxbaumineae.

Annual mosses. Gametophyte rudimentary, disappearing when the capsule matures. Capsule oblique, on a rough seta. Buxbaumiaceae

FAMILY

SUB-ORDER **Diphyscineae.**

Perennial mosses. Gametophyte developed. Capsule immersed in the perichaetium. Outer peristome rudimentary. Diphysciaceae

ORDER 5. **Polytrichales.**

Mostly tall, perennial mosses. Leaves narrow, often with longitudinal lamellae on the back, or the ventral surface of the nerve. Cells parenchymatous. Capsule erect to horizontal. Calyptra cucullate, smooth, spinulose, or covered with a felt of deflexed hairs.

SUB-ORDER **Dawsoniaeae.**

Peristome a brush-like bundle of very numerous filiform bristles. Dawsoniaceae

SUB-ORDER **Polytrichinaeae.**

Peristome of 32—64 teeth, each of the shape of a horse-shoe, usually connected above by an epiphragm, covering the mouth of the capsule. Polytrichaceae

CLAN Arthrodontaceae.

Peristome teeth (when present) thin, membranous, derived from a single layer of cells of the sporogonium; transversely barred and articulate.

SUB-CLAN **Haplolepideae.**

Peristome teeth often forked above, at base composed of two layers of plates; in the outer layer, a single plate forms the width of the tooth; in the inner, two plates go to form the width of the tooth, which therefore, when viewed from the *interior*, presents a fine vertical line down the centre, the dorsal surface being without this division. Acrocarpous mosses, almost exclusively; i.e. the perichaetium is apical (but may appear lateral by subsequent innovation below the perichaetium.)

ORDER 6. **Fissidentales.**

Leaves distichous, vertically placed, equitant, complanate; fruit lateral or terminal, small; peristome dicranoid (cf. Dicranales.) Archefissidentaceae
Fissidentaceae

ORDER 7. **Grimmiiales.**

Mostly rupestral mosses, forming dense cushions; leaves often hyaline-pointed. Cells usually minute, opaque. Seta often cygneous. Peristome resembling Dicranum, often irregularly branched. Grimmiaceae

FAMILY

ORDER 8. *Dicranales.*

Plants variable in size, mostly terrestrial or rupestral. Leaves narrow, from subulate to broadly lanceolate. Cells small, never lax, mostly quadrate or rectangular, alar often differentiated. Capsule usually elongate. Peristome of 16 teeth, usually cleft above, sometimes to base, into two lanceolate or filiform divisions. The typical form of peristome has the divisions broad at base, transversely barred, and often vertically striolate, and is known as *Dicranoid*. Calyptra cucullate.

Archidiaceae
Dicranaceae
Sub-families
<i>Ditrichae</i>
<i>Trematodontae</i>
<i>Seligeriae</i>
<i>Rhabdoweisieae</i>
<i>Bryoxiphieae</i>
<i>Dicraneae</i>
<i>Dicnemonaceae</i>
<i>Pleurophascaceae</i>
<i>Leucobryaceae</i>
Sub-families
<i>Leucobryae</i>
<i>Leucophaneae</i>

ORDER 9. *Syrrhopodontales.*

Small, corticolous, tropical and sub-tropical mosses. Leaves narrow, more or less subulate; inner basal cells very lax and hyaline, upper cells minute, opaque. Capsule erect on a short seta; calyptra large, plicate, persistent.

Syrrhopodontaceae
Sub-families
<i>Syrrhopodontoideae</i>
<i>Calymperoideae</i>

ORDER 10. *Pottiales.*

Mostly small, terrestrial mosses. Leaves variable. Cells nearly always isodiametrical, usually small and opaque. Capsule usually exserted on a long, thin seta, mostly elliptic or cylindric and erect; calyptra narrow and cucullate. Peristome of 16 straight or spirally twisted teeth, entire or divided into 32 filiform branches; often papillose.

Pottiaceae
Sub-families
<i>Trichostomeae</i>
<i>Pottieae</i>

SUB-CLAN *Heterolepideae.*

Peristome teeth very variable, single or double, Haplolepidous, or Diplolepidous, or O.

ORDER 11. Encalyptales.**FAMILY**

Terrestrial or rupestral, tufted mosses. Leaves broad, more or less spatulate. Calyptra large, campanulate, covering the capsule. Capsule erect, cylindric.

Encalyptaceae

SUB-CLAN Diplolepideae.

Peristome normally double; each outer tooth consisting of two layers of plates, the outer layer of two vertical series, divided by a thin vertical line, the inner of a single plate extending across the width of the tooth. Inner peristome when present usually of more delicate texture; frequently consisting of a continuous basal cylinder, prolonged above into 16 processes, usually narrower than the outer teeth, and either opposed to these, or much more frequently alternating with them. Filiform cilia are often shown between the processes. The outer peristome is termed the exostome, the inner the endostome. Plants often pleurocarpous, i.e. perichaetium a lateral branch arising from the stem.

ORDER 12. Orthotrichales.

Plants of varying habit, leaves variable, often papillose. Calyptra usually large, campanulate or mitriform, rarely cucullate, often plicate, frequently hairy. Outer teeth of peristome usually broad and short, often united in 8 pairs.

Erpodiaceae
Ptychomitriaceae
Orthotrichaceae
Sub-families
Zygodontoideae
Orthotrichoideae
Macromitrioideae

ORDER 13. Funariales.

Plants usually terrestrial, small, often annual or biennial. Leaves often forming a terminal rosette. Leaves broad, ovate or spatulate; cells very lax, thin-walled, smooth. Acrocarpous mosses. Capsule usually wide, lid never rostrate. Calyptra often inflated, sometimes fringed below. Peristome normally double; endostome processes opposite to the outer teeth; endostome without basal membrane, cilia O.

SUB-ORDER Funarinaeae.

Protonema frequently persistent. Capsule without apophysis. Peristome double, outer of 16 undivided teeth, often united at their tips with one another.

Gigaspermaceae
Funariaceae
Discliliaceae
Oedipodiaceae

SUB-ORDER *Splachnineaee.*

FAMILY

Capsule erect, often with a distinct basal apophysis. Calyptra small, conical. Peristome teeth united in pairs. Endostome failing or united with the exostome.

- Splachnaceae*
- Sub-families
- Splachnobryoideae*
- Votioideae*
- Splachnoideae*

ORDER 14. *Eubryales.*

Perennial, often strongly developed plants. Leaves variable. Calyptra cucullate. Peristome double, normally Bryoid, i.e. with endostome consisting of a basal membrane, processes lanceolate, keeled, more or less slit or perforate, cilia present or rudimentary. Dorsal layer of outer teeth frequently finely striolate, transversely or obliquely.

E u b r y a l e s A c r o c a r p i .SUB-ORDER *Bryineaee.*

Mostly densely tufted mosses. Leaves usually broad. Capsule generally inclined or pendulous. Lid rarely rostrate. Fruit terminal. Leaves uninerved.

- Bryaceae*
- Sub-families
- Orthodontieae*
- Mielichhoeracieae*
- Bryeae*
- Leptostomaceae*
- Mniaceae*

SUB-ORDER *Timmiineaee.*

Tall mosses with Polytrichoid habit and linear-subulate leaves. Capsule large, on a long, stout seta. Endostome membrane divided above into 64 filiform, appendiculate cilia, forming a kind of delicate net-work.

- Timmiaceae*

SUB-ORDER *Rhizogoniineaee.*

A rather heterogeneous group of variably developed mosses, often with a single peristome, or double and Bryoid. Fruit either terminal or basal. Leaves often asymmetric. Capsule mostly erect and symmetric.

- Meeseaceae*
- Aulacomniaceae*
- Mitteniaceae*
- Drepanophyllaceae*
- Sorapillaceae*
- Rhizogoniaceae*
- Sub-families
- Hymenodontaeae*
- Rhizogonieae*

SUB-ORDER *Bartramineae.*

Leaves mostly subulate, usually papillose. Capsule mostly sub-globose, often longitudinally plicate. Peristome bryoid.

- Bartramiaceae*

Eubryales Pleurocarpi. FAMILY**SUB-ORDER Hypnodendrineae.**

Robust, dendroid mosses, with creeping rhizomatous primary stems, and woody secondary ones. Cells elongate, prosenchymatous. Capsule large, cylindric, often plicate, lid rostrate. Peristome bryoid.

Hypnodendraceae

SUB-ORDER Spiridentineae.

Tall, robust, woody plants, with very elongate stems growing horizontally from tree trunks. Leaves long, narrowly subulate, rigid. Capsule large, asymmetric, curved; smooth or plicate. Peristome bryoid.

Spiridentaceae

ORDER 15. Isobryales.

Pleurocarpous mosses, mostly with creeping, rhizomatous primary stem. Leaves uninerved or nerveless. Capsule immersed or exserted, erect and symmetric, rarely slightly asymmetric. Endostome wanting, or imperfect, rarely normally developed. Calyptora small, usually cucullate, often hairy.

SUB-ORDER Rhacopilineae.

Leaves mostly complanate; usually dimorphous, with smaller dorsal or ventral leaves. Capsule exserted, or rarely immersed, often plicate. Cells small, isodiametric.

Helicophyllaceae
Rhacopilaceae**SUB-ORDER Fontinalineae.**

Aquatic or marsh mosses. Cells linear, smooth. Endostome when present a lattice-work cone.

Fontinalaceae
Climaciaceae**SUB-ORDER Leucodontineae.**

Primary stem rhizomatous, creeping; secondary stem of varying form and size. Leaves uninerved or nerveless. Cells mostly small and narrow, smooth. Endostome usually rudimentary or failing.

Cryphaeaceae
Hedwigiaeae
Leucodontaceae
Ptychomniaceae
Lepyodontaceae
Cyrtopodaceae
Prionodontaceae
Rutenbergiaceae
Trachypodaceae
Pterobryaceae
Sub-families
Pterobryelloideae
Trachylomoideae
Garovaglioideae
Pterobryoideae
Meteoriaceae

SUB-ORDER Neckerineae.**FAMILY**

Primary stem rhizomatous, creeping; secondary stem often pendulous, frequently forming a complanate, branched frond. Leaves usually asymmetric, mostly complanate. Capsule immersed or exserted. Peristome double, endostome of varying development.

- Phyllogoniaceae
- Neckeraceae
- Echinodiaceae
- Lembophyllaceae

ORDER 16. Hookeriales.

Mosses mostly of warm, moist regions. Sterus usually of soft texture, external layer of cells mostly lax. Leaves often double-nerved. Cells variable. Calyptra conical or mitriform, frequently hairy, often fringed at base. Peristome usually double, outer teeth mostly with a longitudinal median furrow; cilia mostly wanting.

SUB-ORDER Nematacineae.

Vegetative plant reduced to a persistent, brown protonema. Capsule almost as in *Daltonia*.

Nemataceae**SUB-ORDER Hookerineae.**

Gametophyte normal. Capsule exserted.

- Pilotrichaceae
- Hookeriaceae
- Hypopterygiaceae

ORDER 17. Hypnobryales.

Mostly terrestrial or corticolous mosses, without primary rhizomatous stems. Leaves usually symmetric, not distichous. Capsule never immersed, erect, or more commonly curved. Peristome mostly well developed, Bryoid.

SUB-ORDER Leskeineae.

Mostly mosses of cold or temperate regions. Stems often with paraphyllia. Leaves not complanate, uninerved. Cells usually isodiametrical, small and papillose; or elongate, prosenchymatous and smooth. Alar cells usually little differentiated.

- Theliaceae
- Thuidiaceae
- Leskeaceae
- Amblystegiaceae
- Brachytheciaceae

SUB-ORDER Hypninaeae.

Stems rarely with paraphyllia. Leaves often complanate, frequently glossy, uninerved, or nerveless. Cells more or less linear, smooth. Alar cells frequently strongly differentiated.

- Fabroniaceae
- Symphypodontaceae
- Entodontaceae
- Myuriaceae
- Sematophyllaceae
- Leucomiaceae
- Hypnaceae
- Hylocomiaceae

CHAPTER XV

CLASSIFICATION OF HEPATICS

by

FR. VERDOORN (Utrecht)

§ 1. Historical Sketch. ENDLICHER¹⁾ was the first to devise a classification of the hepatics based on morphological characters and his system, with trifling alterations, was adopted by the authors of the classical *Synopsis Hepaticarum*²⁾ (GOTTSCHE, LINDBERG and NEES AB ESENBECK). This classification like many of the other older systems was a "descending" one, that is to say the authors began with what they considered to be the highest groups and gradually passed to the lowest. It is remarkable that the grouping of the hepatics presented below (p. 422), though in no way considered to be descending, nevertheless shows some measure of agreement with the *Synopsis Hepaticarum*. In this is discernible one of the greatest differences between the classification of the Musci and of the Hepaticae. Among the mosses there is often even to-day considerable uncertainty regarding the affinities, and still more regarding the delimitation, of many of the larger and smaller groups. In the course of years one author has differed radically from another even with respect to the larger groups and when successive classifications are compared it becomes evident that the introduction of new principles and views has in the course of time effected fundamental changes. If a similar comparison is made between the more important classifications of the hepatics from the time of ENDLICHER to the present day it becomes clear that in spite of new opinions and methods the principal groups (representing independent evolutionary series) have on the whole remained much more alike.

¹⁾ 1841, *Enchiridion Botanicum*, p. 24 et seq.

²⁾ 1844—7, Hamburg.

This is due to the fact that in the Hepatics the main groups are fairly easily recognisable in the gametophyte generation, which was from the first the principal object of study; subsequent investigation of the sporophyte and of the reciprocal relations of the two generations has therefore occasioned fewer changes than in the case of the Musci. In the systematics of the smaller units also we find differences between mosses and hepaticas; in the former group the mutual relations between many genera are less definite than in the latter, where we find a few well-defined, but very large, genera containing a great many plastic forms. In the musci on the contrary such difficulties are not so great as the difficulty of limiting and arranging the genera.

The "descending" system of the *Synopsis Hepaticarum* contains 5 tribes of which only the second is unnatural: I. *Jungermanniae*¹⁾, II. *Monocleae*, III. *Marchantieae*, IV. *Anthocerotae*, V. *Riccieae*.

Later researches (particularly those of GOEBEL) have shown that the *Riccieae* are derived from the *Marchantieae* and not conversely, VON WETTSTEIN has shown that the *Jungermanniae* are probably to be interpreted as the simplest of the Liverworts (though this does not imply that the living *Marchantiales* were derived directly from the living *Jungermanniales*).

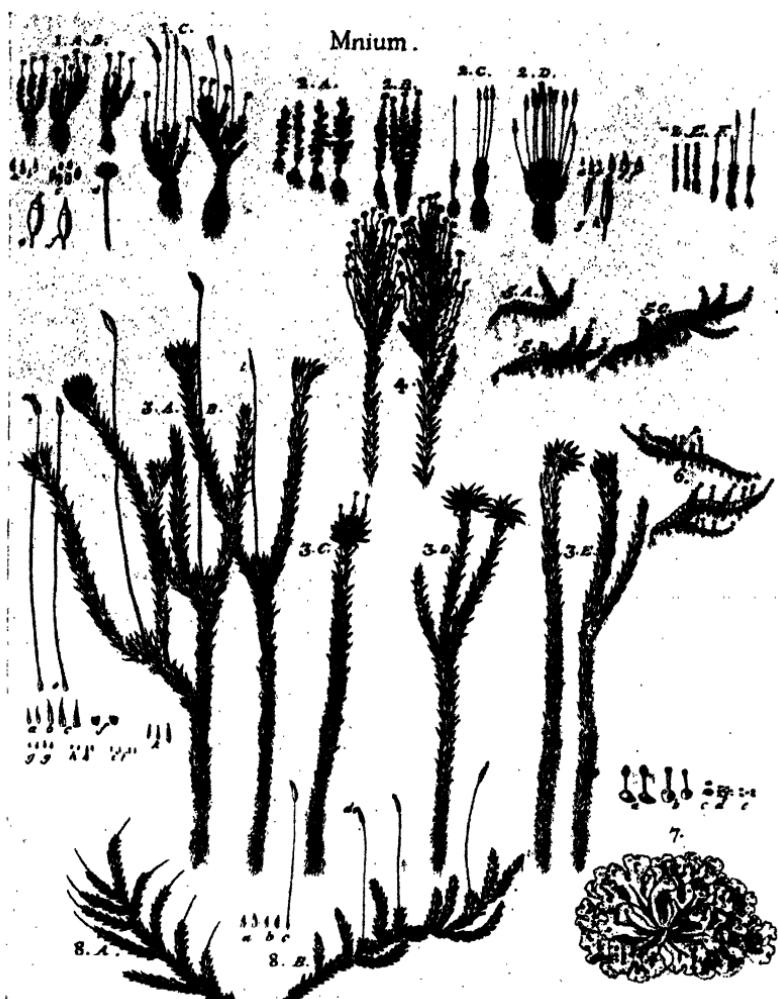
With regard to the smaller units in the *Synopsis Hepaticarum* it should also be noted that the original describers of a large number of exotic species assumed an unlimited power of dispersal for each species. Objections to this have since been raised, but it seems likely that acceptance of the opposite view²⁾ may already have obscured many interesting facts in the distribution of Bryophytes.

The *Synopsis Hepaticarum* was accepted for many years by a great number of students of exotic hepaticae as a basis for their work (e.g. GOTTSCHE, VAN DER SANDE LACOSTE, MONTAGNE, DE NOTARIS etc.) and provided the foundation for a considerable widening of our knowledge of many liverwort floras. Revision began however in the second half of the last century, specially notable service being rendered by LINDBERG in this connection. To LINDBERG we also owe a

¹⁾ *Jungermania* nec *Jungermannia*.

Within this group the subsequent *Acrogyna* and *Anacrogyna* are already more or less separated as *Folioseae* and *Frondosae*.

²⁾ e.g. particularly by STEPHANI (often inaccurate and careless) and by SCHIFFNER (very accurate, using the most minute specific differences).



DILLENIUS J. J., *Historia Muscorum* etc., plate 31, editio altera, London (1768). Various mosses and hepatics are grouped together.

new classification of the Hepatics¹⁾ in which the number of independent lines of development is reduced to three (I. *Marchantiaceae*, II. *Jungermanniaceae*, III. *Anthocerotaceae*). The system is descending,

¹⁾ 1875, Hepaticae in Hibernia lecta (Acta Soc. Sc. Fenn. X).

but it is doubtful whether the true character of the *Marchantiales* was recognised. The union of the *Jubuleae* with the *Metzgerieae* to form the group *Anomogamae* is remarkable; the idea results from the somewhat analogous position of the elaters in the two cases and frequently recurs in later systems. 1851 1874 1892

The great masters of the comparative morphology of the Archegoniatae, HOFMEISTER¹⁾, LEITGEB²⁾, GOEBEL³⁾ gave us no actual classification of the Hepatics. What they sometimes constructed as such was more in the nature of formulation of their own researches. For instance it does GOEBEL an injustice if one regards his latest system⁴⁾ from the purely taxonomic standpoint. Our grouping of the *Marchantiales* is certainly largely founded upon the work and conceptions of LEITGEB¹⁸⁷⁴ (the family) and GOEBEL¹⁸⁹² (relations between *Marchantieae* and *Riccieae*), but these are only comparatively trifling examples of the results with which these morphologists have enriched bryology.

R. SPRUCE⁵⁾, who possessed a vast knowledge of forms gained by many years collecting⁶⁾, elaborated a system which shows no advance respecting the larger groups, but many of the families now recognised are to be found characterised and defined in it. The isolated position of the *Jubuleae*⁷⁾ was also established, while, for the first time, a departure is made from the old-fashioned practice of grouping together all types of the *Jungermaniae* bearing marsupia. Only the subdivision of the *Marchantieae* compares unfavourably with the work of LEITGEB. 1892

In a work by A. W. EVANS⁸⁾ all the then known genera are in-

¹⁾ 1851, Vergleichende Unters. etc. höherer Kryptogamen (Leipzig).

²⁾ 1874—'81, Unters. über die Lebermoose I—VI (Graz).

³⁾ 1882, SCHENK, Handb. der syst. Bot. II, p. 361 et seq. (Here the liverworts are divided into two groups, a *Marchantiaceae* series and a *Jungermaniaceae* series in the latter of which is incorporated the *Anthocerotales*); 1930, Organographie der Pflanzen, II Archegoniaten ed. III (Jena).

⁴⁾ GOEBEL 1930, l.c. p. 910.

⁵⁾ 1884—'5. Hepaticae of the Amazon and the Andes of Peru and Ecuador (Trans. Bot. Soc. Edinb. XV).

⁶⁾ 1908. Notes of a Botanist on the Amazon and the Andes etc., ed. by A. R. WALLACE (London).

⁷⁾ The system is a descending one, so GOEBEL's remark does not hold, loc. cit. p. 913.

The splitting up of the genus *Lejeunea* is initiated by the formation of a number of subgenera which later by general usage and later by SCHIFFNER were elevated to the rank of genera.

⁸⁾ 1892. An arrangement of the Genera of Hepaticae (Conn. Ac VIII).

corporated in a descending system which again shows few innovations in its main lines. Noteworthy however is the position of the *Anthocerotales* between the *Jungermanniales* and the *Marchantiales*, a view which certainly rests upon the work of GOEBEL. The isolated position of the *Jubuleae* is given up and the marsupia-bearing *Jungermanniae* are again united. On the other hand the arrangement or rearrangement of many then recently discovered genera is very good.

V. SCHIFFNER, who dealt with the Hepatics in the first edition of the *Natürlichen Pflanzenfamilien*^(2d ed.), may be regarded as one of the most outstanding of the investigators of liverworts and for many years his classification was the accepted system for the group. The correct placing of many then recently discovered genera is of great value; still more so is the recognition that the *Anthocerotales* are to be regarded as the most advanced of the Hepatics (though this does not imply that the *Anthocerotales* can be derived from any group of now existing liverworts)²⁾. Had SCHIFFNER but followed up the train of thought which led him to assign this position to the *Anthocerotales*³⁾ he would have arrived at just that system which is to be presented here and which broadly corresponds with that of VON WETTSTEIN.

VON WETTSTEIN's interpretation (with which SCHIFFNER later expressed considerable agreement) of the relationship between mosses and hepatics and of the relations (immediately depending on it) between the larger groups of hepatics, is as follows:

"The existence of far-reaching homologies and of connecting links ("Sphagnales and Andreaeales on the one hand, *Haplomitriaceae* on "the other) make it seem indisputable that the two groups have some "evolutionary connection, even if it must be sought in the remote past. "It is much harder to determine precisely the relative position of the "two groups. The evolution of the higher Cormophyta consists in a "progressive reduction of the gametophyte and in the light of this fact "the liverworts would appear to be the more advanced group. In "support of such a view it may be pointed out that it is much easier

¹⁾ 1893. ENGLER and PRANTL die Nat. Pflanzenf. I, 3. A revision of the liverworts for the second edition could hardly be written at the moment (at any rate not in the form adopted by BROTHERUS for the *Musci*).

²⁾ cf. p. 414.

³⁾ The isolated position of the *Anthocerotales* was first recognized by UNDERWOOD. (1894, Bot. Gazette XIX, p. 347—361).

"to derive the liverwort type from the moss type than *vice versa*, that "the apparently simple structure of liverworts may be reduced rather "than primitive and that forms showing affinities with the Pteridophytes are found among the liverworts, but not among the mosses.

"In accordance with the same view is the fact that the simplest of "the Bryales (Archidiaceae), as well as the series of forms including "the Sphagnales and the Andreaeales (which branched off early from "them) represent types relatively close to the prototypic moss and "at the same time show affinities to the liverworts. We therefore "regard the liverworts as the higher group, but emphasize the view "that the divergence must have taken place at a very remote period. "The evolution of particular organs (sporogonium, leaf etc.) in the "modern *Musci* has now gone far beyond the condition of the primordial type" ¹⁾.

"The leafy liverworts, especially the *Haplomitriaceae* and the *Acrogynae* among the *Jungermanniales* come nearest to the moss type in "many respects (e.g. leaf arrangement, position of the archegonia etc.); "dorsiventrality and reduction of leaves then becomes increasingly "accentuated in the gametophyte until finally thalloid structures "arise showing considerable similarity to the thalloid gametophyte "of the Pteridophytes. This transformation is completed in the "Anacrogynous *Jungermanniales*. The *Marchantiales* represent a side "line which while achieving a thallus-like structure of the gametophyte has developed a high degree of internal differentiation...." ²⁾.

CAVERS ¹⁹¹¹³⁾ has proposed a system in which the Bryophytes are divided into a number of groups of equal rank: I. *Sphaerocarpales*, II. *Marchantiales*, III. *Jungermanniales*, IV. *Anthocerotales*, V. *Sphagnales*, VI. *Andreaeales*, VII. *Tetraphidales*, VIII. *Polytrichales*,

¹⁾ 1924. Handb. der syst. Bot. (Leipzig und Wien) p. 290.

²⁾ I.c. p. 311. Cf. also LAMPA 1909, Über die Beziehung zwischen dem Lebermoosthalleus und dem Farnprothallium (Öst. Bot. Zeit. 22). PORSCH 1905, Der Spaltöffnungsapparat in Lichte phylogenetischer Forschung (Jena) and CAMPBELL, D. H. 1924, A remarkable development of the sporophyte in *Anthoceros fusiformis* Aust. (Ann. Bot. 38 p. 473—88).

The question of the derivation of the Pteridophyte sporophyte from the Hepaticae is purely speculative. It is however questionable whether this really justifies the denial of any relationship between the Pteridophyta and the Hepaticae or other group of the Bryophyta.

³⁾ CAVERS 1911. The Inter-Relationships of the Bryophyta (New Phytologist Reprint).

IX. *Buxbaumiales*, X. *Eu-Bryales*. This procedure has rightly found little following, for the *Musci* can always be fairly sharply divided from the *Hepaticae*. Comparative morphology¹⁾ can always show that certain characters are less significant than they appeared at first to be, yet to attribute to them no value at all is to go too far in the other direction. The opinion that the *Sphaerocarpales* are not only independent, but form the most primitive group of the Hepatics is new. The *Sphaerocarpales* are not regarded by CAVERS as ancestral to the *Marchantiales* but are considered to be the starting point for the *Jungermanniales*, from which in turn he attempts to derive the *Anthocerotales* (and from them the *Sphagnales*). Since this hypothesis is not acceptable, I have treated the *Sphaerocarpales* as a separate order equal to the *Jungermanniales acrogynae* and the *Jungermanniales anacrogynae*; the closer affinity is with the *Anacrogynae*, but the differences are so great that union is not possible. The *Marchantiales* have hardly anything to do with the *Sphaerocarpales*.

FR. STEPHANI, originally an acute hepatologist, attempted to produce a monograph on the liverworts, but hardly troubled about the main lines of classification and gave no more attention to revision of the older literature, though he enriched us with nearly 3000 new species. As I have recently pointed out²⁾, the chief result has been a chaotic condition of hepaticological literature particularly in respect of exotic floras. Critical revision of most genera is now, above all things, not only desirable but necessary.

There is no recent research worth mentioning on the classification of Hepatics, for the compilers of textbooks as a rule merely copy each other³⁾. A comprehensive summary of the history of taxonomic and phylogenetic thought on the group has been compiled by SCHIFF-

¹⁾ e.g. BERGDOLT 1926. Unters. über Marchantiaceen (Bot. Abh. X: 81—82) refused to recognize the families of the *Marchantiales* any longer after showing that "auch dorsale Archegonienstände einem Verzweigungssystem entsprechen . . . Deshalb ist die bisherige systematische Gliederung Compositae-Operculatae-Astroporae aufzugeben".

²⁾ VERDOORN, FR. 1932. The Future of taxonomic Hepaticology, Ann. Bryol. V, p. 121.

³⁾ On GOEBEL 1930, cf. p. 416.

FRITSCH in WIESNER's Elem. der Wiss. Bot. III, Note 272 felt called upon to oppose v. WETTSTEIN's views. In a later work (Ber. d. bot. Ges. 47) the *Anthocerotales* are placed first. One would like to ask also by what right have the well established names of *Acrogynae* and *Anacrogynae* been replaced by arbitrarily chosen names for particular families. However I would be the first to admit that von WETTSTEIN's concepts are no less hypothetical than those of his predecessors. Yet I think they give us a more

NER 1917 "Die syst.-phyl. Forschung in der Hepaticologie seit dem Erscheinen der Synopsis Hepaticarum etc." (Progressus Rei Bot. V). Further reference to literature is to be found in UNDERWOOD, Index Hepaticarum I (1893, Mem. Torrey Bot. Club. IV) and in the last volume of the Species Hepaticarum 1926 (an arbitrary selection only).

§ 2. **General considerations.** WALTON 1925 (Ann. of Botany 39 : 563 seqq.) describes a number of carboniferous hepatics and his suggestion that his fossils may be closely related with the *Anacrogynae* seems to be quite right. However interesting it might be to know that the hepatics had already reached a high degree of specialisation in the Palaeozoic, these and other finds tell us nothing of real importance for the phylogeny and the systematics of the larger groups of the hepatics (cf. also 1928, Ann. of Botany vol. 42).

Nevertheless, from the phylogenetic standpoint the classification of liverworts appears to be more satisfactory than that of the mosses (cf. p. 414 and also SCHIFFNER l.c. p. 517). Further study of the mutual relationship of the genera, may yet yield results whose importance will increase when it is realised how direct is the influence of any system of the Hepaticae upon our views as to the interrelations of the Musci, Hepaticae and Pteridophyta. At the present time opinions on these relationships have too much weight in the construction of a phylogenetic classification of the liverworts.

Future developments in the taxonomy of the liverworts will certainly include the formation of a number of new families, for many of the existing ones should undoubtedly be divided. Much labour will be required and in the course of it the number of genera will no doubt be increased. Species on the other hand will, in many genera, become less numerous than those of STEPHANI.

Of late it has been repeatedly been pointed out that a more modern orientation of plant systematics might be expected from a closer plausible view on the phylogeny of the Archegoniatae. If one does not proceed from the antithetic theory of alternation of generations in the Archegoniatae it is easy to deny von WETTSTEIN's chief arguments. Though some of the characteristics of the leaves of the Anthophyta are shared by the phyllidia of bryophytes, this need not force us (in spite of the results of various genetical experiments) to consider leaves and phyllidia as homologous organs.

collaboration between genetics and taxonomy¹⁾). The chaotic state of the taxonomy of exotic hepatics and the difficulty of any genetical analysis make it clear that the student of hepatics is not yet ready for this. Purely cytological research would however, I believe, help to clear up certain taxonomic problems.

What BUNZO HAYATA²⁾ said in his well known speculations about the Dynamic System of plants and in his Participation Theory about the relationship of the higher units of the bryophytes does not hold everywhere. Yet his conceptions may contain more truth than is often admitted. The study of the *Jubuleae*, e.g. has given me the conviction that HAYATA's theories are not merely phantasies. His ideas may have some importance, e.g. in the study of the mutual relations between the genera of *Lejeuneaceae*.

The work of BUCH (c. falso Chapter III) has shown the great importance of experimental taxonomy and the value of a fixed system of nomenclature for the chief environmental modifications ("ecads" of CLEMENTS), but it is impossible to be too cautious in generalising from such results³⁾. I do however believe that such a method of designating the chief modifications, if combined with a not too narrow species concept (like that of KARL MÜLLER, for example) and an intensive study of the smaller systematic units from the geographical point of view, will do much to further the aims of systematic bryology. A description of the variability of the species is better given as the second part of the diagnosis than as a formal list of varieties etc. In addition to all this critical revisions in which nothing is left unattempted and nothing uninvestigated must also play their part⁴⁾.

¹⁾ e.g. DANSER 1931. *Het arbeidsveld van de plantensystematiek* (Groningen).

²⁾ e.g. Ber. D. Bot. Gesellschaft 49 : 328—348 (1931).

³⁾ cf. SHOWALTER 1926 Ann. of Bot. 40, p. 692 and BURGEFF 1930. *Zeitschrift f. ind. Abst. und Vererb.* 54, p. 239 et seq. concerning small heritable differences.

⁴⁾ cf. also DU RIETZ 1930. *The fundamental units of biological taxonomy* (Svensk Bot. Tidskr. 24).

CLASS HEPATICAE (cf. p. 396)

SUB-CLASS I. Hepaticales.

GENERAL

Vegetative body foliose or thallose. Cells with many chloroplasts. No pyrenoids. Stomata of variable form in the thallus. Sporophyte without stomata. Seta usually distinguishable. Columella absent. Vegetative reproduction by various means.

ORDER I. Jungermanniales acrogynae.

Bilateral, generally foliose, in any case the shoots which bear the sexual organs are differentiated into stem and leaves (dorsal leaves and underleaves). Inner covering of the embryo (perianth) formed by leaves. Sporogonium terminal.

Haplomitriaceae.

Fam. Haplomitriaceae.

Stem upright (orthotropous) with three rows of leaves, basal part rhizome-like, without rhizoids. Archegonia terminal, in groups. No involucre. Calyptra large. Capsule incompletely 4-valved. Capsule wall unistratose. Each cell with annular thickenings. Antheridia crowded on broadened apex of the shoot or irregularly arranged on the stem.

Calobryum
Haplomitrium

Macvicarieae.

Fam. Macvicariaceae.

Foliose, irregularly branched. Leaves large, transversely attached. Amphigastria small, undivided. Archegonia terminal, on short lateral shoots. Calyptra and perianth(?) fused. Seta very short. Capsule split to $\frac{1}{3}$, 16-valved. Capsule-wall 2-layered. No annular thickenings.

Elaeors unispiral.

Macvicaria

Jungermanieae.

Leaves succubous or incubous. Perianth generally present. Capsule spherical to oval, 4-valved to the base. Elaters with two or more spiral thickenings, not firmly attached to the valves of the capsule.

GENERA**Fam. *Epigonanthaceae.***

Leaves succubous, of various forms, not divided into lobes of distinctly different form and size. Perianth oval or 3-angled, in the latter case with two lateral and one dorsal keels; generally terminal on the stem.

Acrobolbus, Alicularia, Anastrepta,
Anastrophyllum, Arnellia, Chandonan-
 [thus,
Chiastocaulon, Chiloscyphus, Clasmato-
 [colea,
Conoscyphus, Cuspidatula, Eucalyx,
Geocalyx, Gongylanthus, Gymnocolea,
Gymnomitrium, Gyrothyra, Haplozia,
Harpanthus, Hypogastranthus, Jackiella,
Jamesoniella, Leptoscyphus, Lophocolea,
Lophozia, Marsupella, Mesoptychia,
Notoscyphus, Pedinophyllum, Plagiochila,
Plagiochilidium, Prasanthus, Saccogyna,
Southbya, Sphenolobus, Stephanella,
Syphyomitria, Syzygiella, Tritomaria,
Tylinanthus

Fam. *Scapaniaceae.*

Leaves complicate-bilobed, keeled, succubous. Postical lobe (lobulus) larger than the antical lobe (lobus). Keel well developed. Underleaves usually absent. Rhizoids one celled. Leaves often 2- or multistratose at the base. Multicellular mucilage-hairs in the axils of the leaves. Perianth oval or flattened, with open or contracted mouth.

Delavayella, Diplophyllum, Blepharido-
 [phyllum
Douinia, Scapania, Scapaniella

Fam. *Schistochilaceae.*

Antical lobe of the succubous leaves always smaller, united with the postical lobe to form a keel. Leaves often provided with longitudinal lamellae and hairs.

Leaves often multistratose at the base.
Underleaves generally present. Multi-cellular rhizoids occur. Perianth with involucre and calyptra fused or absent (or calyptra free in a marsupium). GENERALA

Balantiopsis, Schistochila

Fam. *Cephaloziellaceae.*

Leaves bilobed to $\frac{1}{2}$, obliquely attached. Perianth in cross-section 4-5 angled. Seta formed from 4 rows of cells.

*Cephaloziella, Dichiton, Evansia,
Lophozia, Prionolobus,
Protocephaloziella*

Fam. *Trigonanthaceae.*

An unnatural grouping of at least three families.—Leaves incubous or succubous, lobed or entire. Underleaves present or absent, variously shaped. Perianth never terminal on the stem, obtuse, 3-angled with two lateral and one ventral keel; occasionally no perianth, but a marsupium.

*Acromastigum, Adelanthus, Alobiella,
Arachniopsis, Bazzania, Calypogeia,
Cephalozia, Cladopodiella, Eremonotus,
Hygrobiella, Lembidium, Lepidozia,
Marsupidium, Mastigopelma, Microptery-
gium,
Mnioloma, Mytilopsis, Nowellia, Odonto-
schisma,
Pigafetta, Pleuroclada, Protocephalozia,
Psiloclada, Pteropsiella, Schiffneria,
Sprucella, Telaranea, Wettsteinia,
Zoopsis*

Fam. *Ptilidiaceae.*

Leaves more or less obliquely inserted, with deep incisions and lobes narrowed to a point. Underleaves large, often resembling the leaves. Perianth terminal on the stem or on branches, occasionally absent.

*Anthelia, Blepharostoma, Chaetocolea,
Herberta, Herpoladium, Isotachis,
Lepicolea, Lepidolaena, Mastigophora,
Ptilidium, Trichocolea, Trichocoleopsis*

Fam. *Pleuroziaceae.*

Two-sided apical cell. Leaves incubous. Lobus and lobulus form a complicated

little sack closed by valves. Under-leaves absent. Tube organs (*Röhren-organe*) present. Perianths on lateral branches, deeply folded, spindle-shaped, mouth ciliate-dentate.

GENERA

Pleurozia

Fam. **Goebeliellaceae.**

Frullania-like plants. Postical lobe (lobulus) consisting of two narrow, horn-like processes connected at the base. Perianth cylindrical, 3-plicate, mouth truncate (as in Radula), wide open and completely entire.

Goebeliella

Fam. **Radulaceae.**

Leaves incubous, antical lobe (lobus) flattened, postical lobe (lobulus) smaller, united distally with the antical lobe. Rhizoids nearly always forming a tuft at the base of the postical lobe. Underleaves absent. Lateral branches not replacing the postical lobe. Perianth large, bell-shaped, flattened, mouth wide and compressed.

Radula

Fam. **Porellaceae.**

Leaves incubous, divided into a lobus (antical lobe) and a smaller lobulus (postical lobe). Large underleaves: rhizoids forming a tuft at the base of the underleaf. Lateral branches replace postical lobes. Perianth large, inflated, with compressed mouth, bilabiate, valves of the capsule splitting only to half way down.

Madotheca

Jubuleae.

Leaves always incubous. Postical lobe (lobule) always distinct. Stylus present. Capsule 4-valved only splitting to $\frac{2}{3}$ of its length. Elaters trumpet-shaped, unispiral, attached to the tips of the valves in a regular and constant arrangement.

Fam. **Lejeuneaceae.**

Leaves divided into a flattened antical lobe which is fused with the postical lobe distally, Usually one underleaf to

every two leaves, more rarely one underleaf to each leaf or underleaves may be absent.

Rhizoids forming a tuft at the base of the underleaf, frequently on a small disc (paramphigastrium). One archegonium in each inflorescence. Perianth with compressed mouth. Branching often as in the Radulaceae.

GENERAL

Anoplolejeunea, Aphanolejeuna, Archilejeunea, Brachiolejeunea, Bryopteris, Calatholejeunea, Caudalejeunea, Ceratolejeunea, Cheirolejeunea, Colura, Crossotolejeunea, Cyclolejeunea, Cyrtolejeunea, Cystolejeunea, Dicranolejeunea, Diplasiolejeunea, Drepolejeunea, Euosmolejeunea, Harpalolejeunea, Hygrolejeunea, Leiolejeunea, Lejeunea, Leptocolea, Leptolejeunea, Leucolejeunea, Lopholejeunea, Macrocolea, Marchesinia, Mastigolejeunea, Metzgeriopsis, Microlejeunea, Myriocolea, Neurolejeunea, Odontolejeunea, Otigonolejeunea, Omphalanthus, Peltolejeunea, Physocolea, Potamolejeunea, Prionolejeunea, Ptychanthus, Ptychocoleus, Pycnolejeunea, Rectolejeunea, Stictolejeunea, Strepsilejeunea, Symbiezidium, Taxilejeunea, Thysananthus, Trachylejeunea, Trocholejeunea.

Fam. *Frullaniaceae.*

Leaves divided into a flat antical lobe and a cylindrical or galeate (helmet shaped) postical lobe. Underleaves always present. Rhizoids forming a tuft at the base of the underleaf. Several archegonia in each inflorescence. Perianth with compressed mouth. Branching generally as in the Porellaceae.

Jubula, Frullania

ORDER II. *Jungermaniales anacrogynae.*

Dorsiventral, generally thallose. Vegetative-body differentiated into stem and leaves or into more indefinite leaf-like lobes. Inner involucre not formed from leaves. Sporogonium dorsal. Seta long. Capsule wall multistratose. Capsule 4-valved. Elaters with spiral thickenings.

GENERALA

Fam. *Treubiaceae.*

Vegetative body divided into a thick ill-defined midrib and leaf-like lobes, unistratose towards the apices. Two rows of smaller scales on the dorsal side of the midrib, equal in number to the larger lobes. Antheridia and archegonia in the axils of the dorsal scales. Involucres absent. Capsule wall multistratose, cells of the outer layer not thickened. Calyptora large and fleshy.

Treubia

Fam. *Codoniaceae.*

Vegetative body divided into stem and leaf-like lobes, or a thallus with wing-like outgrowths on the upper side. Involucre large, bell-shaped. Capsule opens irregularly, without definite valves. No elaterophores.

*Androcryphia, Fossombronia,
Petalophyllum, Sewardiella,
Simodon, Geothallus*

Fam. *Haplolaenaceae.*

Thallose, often lobed by irregular incisions. Elaterophores in a pencil-like tuft on the base of the capsule. Capsule generally spherical, 4-valved.

Blasia, Calycularia, Pellia

Fam. Monocleaceae.

Thallus with broad ill-defined midrib. Mucilage-hairs present. No ventral scales. Rhizoids of two kinds as in the Marchantiaceae. Archegonia in groups, sunk in the dorsal side of the thallus. Capsule dehiscing longitudinally. No elaterophores.	GENERALA Monoclea
---	----------------------

Fam. Dilaenaceae.

Thallose, midrib generally well-defined. Sexual organs dorsal, on lateral shoots. Involucre double, outer envelope sharply laciniate. Capsule elongate, dehiscing irregularly into \pm 4 valves. No elaterophores.	Cavicularia, Kormickia, Makinoa, Makednothallus, Moerckia, Pallavicinia, Symphyogyna
--	--

Fam. Metzgeriaceae.

Thallose, midrib well-defined. Sexual organs dorsal, on inrolled ventral branches. Involucre absent or double. Capsule large. Elaterophores in tufts on the tips of the capsule-valves.	Metzgeria, Hymenophytum, Umbraculum
---	--

Fam. Aneuraceae.

Thallose, midrib not well-defined. Sexual organs dorsal on lateral branches. Involucre absent. Calyptra strongly developed. Elaterophores in tufts on the tips of the valves of the capsule.	Riccardia
--	-----------

ORDER III. **Sphaerocarpales.**

Thallose, delicate. Midrib multistratose, not always well-defined. Air-chambers and pores absent. Each antheridium and archegonium is surrounded by a special envelope. Perianth absent. Seta short. Foot well developed. Capsule wall unistratose, subsequently decaying. No true elaters.

GENERAL

Fam. **Sphaerocarpaceae.**

Thallus small, dorsiventral, almost always covered with pear-shaped involucres. Midrib not sharply defined. No distinct oil-bodies. Antheridia distributed over the dorsal surface of the thallus. Archegonia single, in large involucres in which the sporogonia are subsequently developed. Capsule wall containing chlorophyll. Spores remaining in tetrads.

Sphaerocarpus

Fam. **Riellaceae.**

Thallus with a vertical axis which bears an undulate wing on one side. Variously formed, leaf-like lobes occur on the axis. Oil-bodies distinct. Antheridia in cavities sunk in the margin of the dorsal wing. Archegonia, and subsequently the sporogonia, in large involucres on the axis. Spores distinctly spinous, not remaining in tetrads.

Riella •

ORDER IV. *Marchantiales.*

Frondose. Vegetative body consisting of epidermis and chlorenchyma, enclosing air-chambers (with pores). Rhizoids smooth or with thickenings on the walls. Ventral scales (sometimes reduced to rows of cells) present. Special cells with oil-bodies present. Capsule wall unistratose. Elaters present or abortive.

GENERA

Fam. *Marchantiaceae.*

Air-chambers not made spongy by secondary walls; with branched cell-structures (assimilating filaments). Pores simple or barrel-shaped, occasionally reduced or absent. Sporogonia on stalked receptacles, representing branches or branch-systems of the thallus, as in the following family. Perichaetium often containing several archegonia. Pseudoperianth frequently present. Sporogonia of each ray surrounded by a common involucre. Capsule dehiscing by valves. Cells of capsule wall with annular thickenings. Antheridiophore generally stalked.

Bucegia, Conocephalum, Cryptomitrium,
Dumontiera, Exormotheca, Lunularia,
Marchantia, Monoselenium, Preissia,
Stephensonella, Wiesnerella.

Fam. *Operculatae.*

Layer containing air-chambers well developed, spongy owing to the formation of secondary walls. Pores small, neither star-shaped nor barrel-shaped. Sporogonia on stalked receptacles. Perichaetia and frequently pseudoperianths. Seta short. Capsule without valves, dehiscing irre-

gularly by detachment of apical portion.
Cells of capsule wall without annular thickenings. Antheridiophore sessile, dorsal on the thallus.

GENERA

Asterella, Grimaldia, Massalongoa,
Neesiella, Plagiochasma, Reboulia,

Fam. *Astroporae.*

Air-chambers without assimilating filaments. Pores simple, star-shaped owing to thickening of the surrounding cells. No pseudoperianths. Sporogonium dehiscing by longitudinal slits into very irregular valves (usually 4). Cells of the capsule-wall with annular thickenings. Antheridia dorsal, on the surface or sunk in the thallus.

Athalamia, Clevea, Peltolepis,
Sauteria, Sauchia

Fam. *Targionaceae.*

Thallus generally with large air-chambers containing assimilating filaments, occasionally soft and without filaments. Pores not barrel-shaped. Sporogonium ventral, without a special stalked receptacle, surrounded by a mussel-shaped or pocket-like involucrum. Elaters bispiral. Antheridia dorsal, on adventitious shoots.

Targionia, Cyathodium,
Aitchisoniella

Fam. *Corsiniaceae.*

Layer with air-chambers distinct, with or without assimilating filaments. Pores simple. Sporogonia dorsal, in cavities, not on special stalked receptacles. Elaters absent, but sterile cells, homologous to these are present in the sporogonium.

Corsinia, Cronisia,
Funicularia (*i.e. Boschia*)

Fam. *Ricciaceae.*

Assimilatory region of the thallus having air-spaces or narrow air-canals enclosed by columns of cells. Generally no distinct pores. Ventral scales irregularly arranged. Antheridia and archegonia in open cavities, on dorsal side of the thallus. No seta. Sporogonium remains immersed in the archegonial cavity. No elaters.

Riccia, Ricciella,
Ricciocarpus, Oxymitra

SUBCLASS II. ANTHOCEROTALES.

ORDER V. Anthocerotales.

Fam. Anthocerotaceae.

Vegetative-body lobed, leafless. Cells generally with only one chloroplast (with pyrenoid). Stomata and mucilage cavities No ventral scales. Archegonia and antheridia not confined to one position. Archegonia dorsal, in open cavities Antheridia (with dehiscing cap) endogenous, grouped, in cavities, differing from those of the Hepaticales in their mode of development. No ventral scales. Sporogonium with a bulbous foot, with involucre, but without seta, dehiscing downwards by two long valves; wall often rich in chlorophyll and often with stomata. Columella generally distinct. Archesporium dome-shaped over the columella. Spores mixed with sterile filamentous cells. Vegetative reproduction by means of gemmae or ventral tubers.

GENERAL

Anthoceros, Aspiromitus,
Dendroceros, Megaceros,
Notothylas

CHAPTER XVI

PHYLOGENIE

von

W. ZIMMERMANN (Tübingen)

§ 1. **Wichtigste Literatur;** BOWER, F. O. On Antithetic as Distinct from Homologous Alternation of Generations in Plants. Ann. of Bot. 1889/91 IV : 342. ——, The Origin of a Land Flora, 1908. London. CELAKOVSKY, L., Ueber die verschiedenen Formen und die Bedeutung des Generationswechsels der Pflanzen. Sitzber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. (Stzg. d. math. - nat. Kl. 1874 Seite 21). ——, Ueber den dreifachen Generationswechsel der Pflanzen. Sitzber. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. (Stzg. math.-nat. Cl. 1877 Seite 151). GOEBEL, K. v., Organographie der Pflanzen usw. Bd. 1 und 2, 3. Aufl. 1928 und 1930. ——, Wilhelm Hofmeister. Leipzig 1924. HEDWIG, J., Fundamentum historiae naturalis muscorum usw. Leipzig 1782. HIRMER, M., Handbuch der Paläobotanik. München u. Berlin 1927. HOFMEISTER, W., Vergleichende Untersuchungen usw. Leipzig 1851. ——, Ueber die Stellung der Moose im System. Flora 1852, 35 : 1. KIDSTON, R., und LANG, W. H., On Old Red Sandstone Plants. Transact. Roy. Soc., Edinb. 1917 — 21 : 50—52. LANG, W. H., Alternation of Generations in the Archegoniatae. Ann. of Bot. 1898, 12 : 583. ——, A Theory of Alternation of Generations in Archegoniate Plants Based upon the Ontogeny. New Phytologist 1909, 8 : 1. ——, Discussion on "Alternation of Generations" at the Linnean Society. New Phytologist 1909. 8 : 104, 104. LIGNIER, O., Equisétales et Sphenophyllales, usw. Bull, Soc. Linn. de Normandie sér. 5, vol. 7 1903. PIA, J., Einige allgemeine an die Algen des Paläozoikums anknüpfende Fragen. Palaeontolog. Zeitschr. 1931, 13 : 1; PRINGSHEIM, N., Ueber die Befruchtung u. Keimung der Algen usw., Monatsber. d. Ak. d. Wiss. Berlin 1855. ——, Ueber den Generationswechsel de Thallophyten usw., Monats-

ber. d. Kg. Preuss. Akad. d. Wiss. Berlin Dez. 1876, 869; —, Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, XI : 1. SACHS, J., Geschichte der Botanik. München 1875; SCHENCK, H., Ueber die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen. Bot. Jahrb. 1908, 42 : 1. SCHIFFNER, V., Die systematisch-phylogenetische Forschung in der Hepaticologie usw. Progr. rei bot. 1917, 5 : 387; SCOTT, D. H., Studies in Fossil Botany. 3. Aufl. London 1920 und 1923. WETTSTEIN, R., Handbuch der systematischen Botanik. 1. Aufl. 1901, 3. Aufl. Leipzig und Wien 1924; ZIMMERMANN, W., Die Phylogenie der Pflanzen. Jena 1930a.; —, Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. Abderh. 1931, Abt. IX, 3, 941.

§ 2. Geschichte der Verwandtschaftsforschung an Bryophyten.

1) **A. W. Hofmeister.** Das Geburtsjahr einer wissenschaftlichen Verwandtschaftsforschung an Moosen ist das Jahr 1851. Denn erst damals schufen WILHELM HOFMEISTERS „Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen usw.“ eine brauchbare Grundlage für wissenschaftliche Verwandtschaftsbetrachtungen. Die vorangehende Zeit kann ausser acht bleiben. In der LINNÉ'schen Periode kannte man sogar die Sexualität der Moose noch nicht. Als später HEDWIG und andere die Funktion der Archegonien und Antheridien entdeckten, da führte zunächst der Versuch, alle diese Sexualorgane in das Begriffs-schema der Angiospermenblüte zu pressen, in anderer Richtung irre. So wurden z. B. die Antheridien — auch nachdem man in ihnen Spermatozoen fand — ohne weiteres mit „Antheren“, die Archegonien mit „Pistillen“ usw. homologisiert.

HOFMEISTER's geniale Entdeckung aber war die Homologisierung des kleinen Moos-Sporogons mit dem ganzen Sporophyten der Gefäßpflanzen. Diese Homologie blieb der unerschütterte Grundpfeiler für alle spätere Verwantschaftsforschung.

Es wäre jedoch falsch, wollte man HOFMEISTER's Verwandtschaftsanalyse als Phylogenetik im heutigen Sinne verstehen. So vorbildlich-exakt HOFMEISTER die Ontogenie der einzelnen Pflanzen untersuchte, und so überzeugend sein homologisierendes Zusammenfassen der Lebensabschnitte „Sporophyt“ und „Gametophyt“ bis

auf unsere Tage blieb, — in anderen Fragen besteht eine tiefe Kluft zwischen HOFMEISTER und einer modernen Verwandtschaftsforschung. HOFMEISTER wollte¹⁾ bei seiner Gruppierung der Kormophyten gar keine Phylogenetik treiben. Als Kind seiner Zeit verharrte er hinsichtlich der Fragen einer Ableitung und Rangeinstufung der Organismen bei rein-systematischen oder idealistischen Méthoden. Ein phylogenetisches Ableiten und Einstufen blieb HOFMEISTER fremd.

Von einem solchen nicht-phylogenetischen Standpunkt aus konnte HOFMEISTER ohne grosse Schwierigkeiten die heutigen Hauptgruppen der Pflanzen (entsprechend unserer Abb. 1. S. 437) in ein lineares Schema einordnen. Der von HOFMEISTER klar erkannte Generationswechsel und seine verschiedenen Abwandlungsformen wurden für diese Anordnung die „wesentliche“ Eigenschaft. HOFMEISTER's Ableitung der Moose und der anderen Pflanzengruppen war ja im Grunde eine Ableitung ihres Generationswechsels. Die auf HOFMEISTER'schen Gedankengängen aufbauende Systematik gruppierte selbstverständlich die Angiospermen mit ihrem äusserst reduzierten Gametophyten als das eine Endglied der Abwandlungsreihe. Für die Moose mit ihrem dominierenden Gametophyten ergab sich damit als „richtiger“ Platz die Stellung am anderen Ende der Kormophyten-Reihe. „Nur noch ein Schritt führt dann“ (bei dieser ganz auf den Generationswechsel gegründeten systematischen Betrachtungsweise) „von den Moosen zu den Charen“ und ähnlichen Grünalgen (HOFMEISTER 1852 S. 7).

Kurz, HOFMEISTER's Generationswechselbetrachtung ergab folgende Verwandtschaftstellung der Moose: „Aufwärts“ stehen als systematisch nächstverwandte Gruppe die isosporen Pteridophyten, unter denen wiederum, wie auch HOFMEISTER betonte, vor allem die *Lycopodium*-Arten auch habituell ähnlich sind („Schlangenmoos“). „Abwärts“ schliessen sich an die Moose diejenigen Grünalgen an, deren Zygote morphologisch in einem Gegensatz steht zum Bau und zu den Potenzen des übrigen Thallus. Vom Standpunkt einer systematisch-vergleichenden Betrachtung des Generationswechsels war

¹⁾ Vgl. dazu GOEBEL 1924 S. 58.

es dann weiter auch nur eine kleine Änderung, wenn PRINGSHEIM (1856) statt auf die Characeen mehr auf *Coleochaete* und *Oedogonium* hinwies (vgl. unten Abb. 1, S. 437).

2) Verwandtschaftsforschung bei Annahme einer „antithetischen“ Ableitung des Generationswechsels. Nach dem Siegeszug des von DARWIN durchgekämpften Deszendenzgedankens — einem Siegeszug, der allerdings in der Botanik keineswegs sehr stürmisch verlief — bürgerte sich die Überzeugung ein, die HOFMEISTER'sche Ableitung sei eigentlich eine phylogenetische Ableitung. JULIUS SACHS (1875, S. 277) z. B. glaubte: „dass die Deszendenztheorie nur anzuerkennen brauchte, was die“ (HOFMEISTER'sche) „genetische Morphologie tatsächlich zur Anschauung gebracht hatte“. Man übersetzte also die HOFMEISTER'sche Reihe der Kormophyten bzw. ihres Generationswechsels einfach „ins Phylogenetische“; man leitete die Bryophyten nicht nur systematisch oder idealistisch sondern auch „phylogenetisch“ ab von Grünalgen nach Art der Charen bzw. Coleochaeten; und von den Bryophyten wiederum leitete man die Pteridophyten „phylogenetisch“ ab.

Diese Auffassung, dass die Moose zwischen den genannten Grünalgen und den Pteridophyten vermitteln, beruht aber auf einer ganz bestimmten Annahme über die Wandlung des Generationswechsels. Die beiden Generationen (der Gametophyt und der Sporophyt) müssen in diesem Fall von Anfang an (also auch im Algen-Zustand) morphologisch ungleich, „antithetisch“, gewesen sein. D. h. nach dieser „antithetischen“¹⁾ Auffassung zeigte schon die Bryophyten-Urform eine morphologisch starke Antithese der beiden Generationen: Dem als Zygote kaum gegliederten Sporophyten stand ein erheblich stärker differenzierter und grösserer Gametophyt gegenüber.

Schon CELAKOVSKY (1874 und 1877) hatte im Anschluss an HOFMEISTER einen solchen „antithetischen“ Generationswechsel als Ausgangspunkt für die Ableitung des Moos-Entwicklungszyklus angesehen. Später wurde diese „antithetische“ Überzeugung fast

¹⁾ Nach den vorangehenden und folgenden Erläuterungen wird es wohl keine Missverständnisse hervorrufen, wenn ich von „antithetischer“, bzw. „hornologer“ Auffassung, Ableitung usw. spreche, statt von der Auffassung, dass die Abwandlung des Generationswechsels mit einer „antithetischen“ bzw. einer „homologen“ Ausgangsform des Generationswechsels begonnen hat.

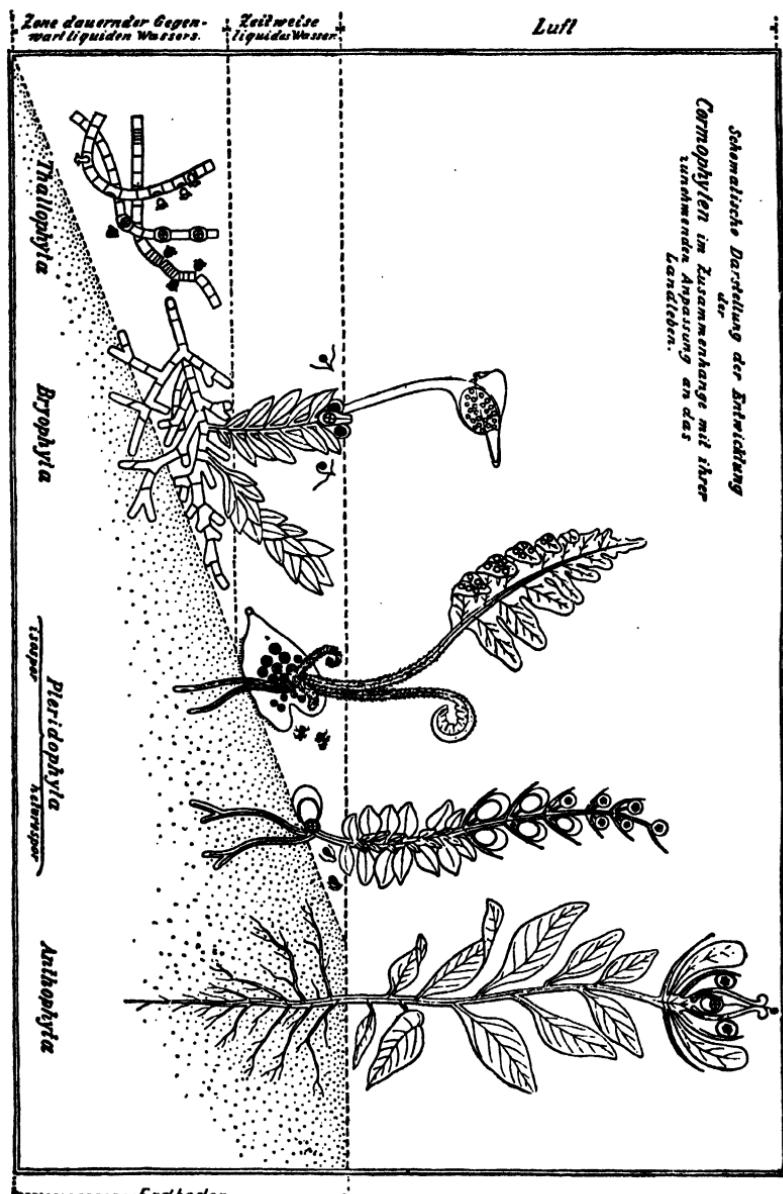


Abb. 1. Abwandlung des Generationswechsels nach der „antithetischen“ Auffassung.
— Nach R. v. WETTSTEIN 1924.

herrschend, namentlich durch die geistvolle Vertretung dieses Gedankens in den weitverbreiteten Werken F. O. BOWER's (z. B. 1889/91 und 1908) sowie R. v. WETTSTEIN's (z. B. 1901 und 1924). Jedoch betonte besonders WETTSTEIN (z. B. 1924, S. 277 f.), dass von einem streng phylogenetischen Standpunkt aus natürlich nicht die heutigen Grünalgen als Ahnen in Frage kommen, sondern Algenahnen mit einer den Grünalgen ähnlichen Beschaffenheit.

Den Grundsatz, dass man heutige Organismen phylogenetisch nicht von einander ableiten darf, dass sich also insbesondere die heutigen Pteridophyten ganz unmöglich von den heutigen Bryophyten ableiten lassen, hat nun namentlich GOEBEL immer wieder unterstrichen. Er trat darum wiederholt für den Gedanken ein, beide Archegoniatensippen von einer gemeinsamen Ausgangsform herzuleiten. Eine solche gemeinsame Herleitung von Bryophyten und Pteridophyten vermied auch die Hauptschwierigkeiten, die dem Phylogenetiker aus den genannten „antithetischen“ Ableitungen erwuchsen: Einmal machte sie verständlich, dass die Moose paläontologisch nicht vor den Pteridophyten nachweisbar sind; und ferner vermied sie die Ableitung des reich gegliederten Farnsporophyten von einem so selbständigen entwickelten Gebilde wie dem Sporogon der Moose.

3) Verwandtschaftsforschung bei Annahme einer „homologen“ Ableitung des Generationswechsels. Der Grundsatz, für beide Archegoniatengruppen auf einen gemeinsamen phylogenetischen Ahn zurückzugehen, lag von vornherein besonders nahe für die Anhänger der sogenannten „homologen“ Generationswechsel-Hypothese. PRINGSHEIM (1876 u. 78) hatte — gleichfalls in mehr idealistischer Formulierung — eine derartige Verwandtschaftsauffassung vertreten. Danach hätten die Archegoniaten-Ahnen zunächst einen „homologen“ Generationswechsel besessen, so wie er heute noch bei vielen Algen, besonders bei Meeresalgen, vorkommt. D. h. die beiden Generationen (Sporophyt und Gametophyt) sind hier, z. B. bei der Braunalge *Dictyota dichotoma* (Abb. 5 B), äusserlich gleich, abgesehen von ihren Keimzellbehältern und Keimzellen. Die Ausbildung des Archegoniaten-Generationswechsels erfolgte dann nach dieser „homologen“ Auffassung divergierend: Bei den Bryophyten

geriet der Sporophyt in Abhängigkeit vom Gametophyten und erwarb eine morphologisch schwächere Gliederung als die zugehörige

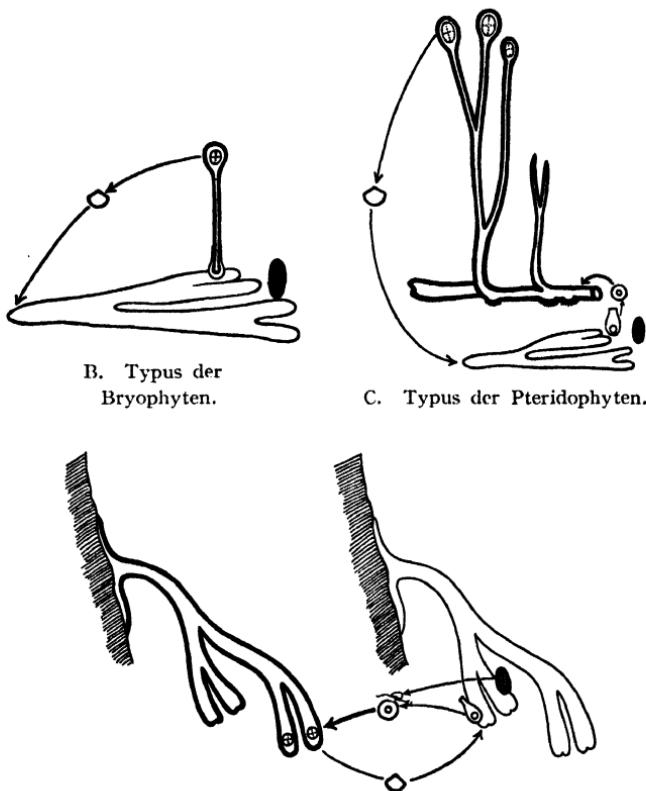


Abb. 2. Abwandlung des Generationswechsels nach der „homologen“ Auffassung. — Unten eine hypothetische Ausgangsform mit gleichgestaltetem Gametophyten und Sporophyten (= Dictyota-Typ). Oben Typus der Bryophyten (Sporophyt abhängig von Gametophyten und reduziert) sowie Typus des Pteridophyten (Gametophyt reduziert). Gametophyt jeweils dünn konturiert, mit Archegonien (flaschenförmig) und Antheridien (eiförmig schraffiert); Sporophyt dick konturiert, mit Tetrasporen (Sporangien mit Punktkreuz) Nach ZIMMERMANN 1930a..

Geschlechtsgeneration. Bei den Pteridophyten dagegen dominierte umgekehrt der Sporophyt über den allmählich mehr und mehr reduzierten Gametophyten.

In ausgesprochen phylogenetischem Sinne haben wohl zuerst auf SCOTT, basierend LANG (1898 u. 1909), HALLIER (1902) und LIGNIER (1903) diese „homologe“ Auffassung eines Generationswechselwändels vertreten.

Auch für diese Autoren blieben die Pteridophyten relativ nahe Verwandte der Bryophyten. In dieser Sippenphyletischen Frage unterschieden sich also „antithetische“ und „homologe“ Auffassung nicht. Dagegen bestand bis vor wenigen Jahren eine grosse Schwierigkeit darin, dass man den Anschluss der Bryophyten an die Algen

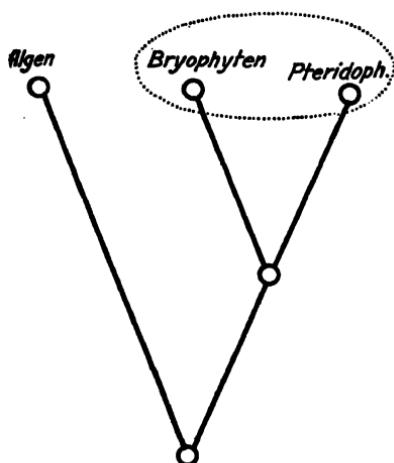


Abb. 3. Allgemein anerkanntes Grund-schema der Bryophyten-Verwandtschaft.

nur sehr unklar formulieren konnte. Denn erst in unserem Jahr-hundert wurde ein „homologer“ Generationswechsel bei Algen einwandfrei bekannt, und zwar bis etwa 1925 nur für Braun- und Rotalgen. SCHENCK (1908) trat darum für eine Ableitung der Archegoniaten von den *Braunalgen* (*Phaeophyceae*) ein; doch fand seine Auffassung mehr Ablehnung als Zustimmung¹⁾.

Die Mehrzahl der Anhänger einer „homologen“ Generationswechselhypothese dachte für die

Archegoniaten-Ahnen an Algen, welche noch einen Mischtyp zwischen Grün- und Braunalgen darstellten. Man nahm also an, dass diese Archegoniaten-Ahnen als Mischtyp einen Zellbau entsprechend den gemeinsamen Grünalgen- und Kormophytenmerkmalen hatten (monergide Zellen, grüne Chromatophoren, Stärke und Öl als Assimilationsprodukte, u.s.w.) aber einen „homologen“ Generationswechsel wie manche Braunalgen (z. B. *Dictyota dichotoma*).

Es war daher sehr bedeutungsvoll, dass man in den letzten Jahren eine Reihe von *Grünalgen* (namentlich aus dem Meere, z. B. *Ulva lactuca*) kennen lernte, die diesem hypothetischen „Mischtyp“ weitgehend entsprechen, die also ebenfalls morphologisch einander entsprechende Sporophyten und Gametophyten zeigen. Solche Grün-

¹⁾ Vgl. unten S. 459 ff.

algen kommen den hypothetischen Ahnen so nahe, dass man leicht verstehen kann, wie sich von derartigen Gewachsen divergierend Bryophyten und Pteridophyten abgeleitet haben.

Auch die Paläobotanik erleichterte durch das Auffinden der Rhyniaceen¹⁾, jener oft trefflich erhaltenen frühdevonischen Landpflanzen, die Annahme einer „homologen“ Form des Generationswechsels. Denn diese altertümlichen Gefäßpflanzen zeigen einen Sporophyten, von dem sich verhältnismässig leicht sowohl die Moos-Sporogone wie die Pteridophyten-Sporophyten ableiten lassen; sie zeigen einen Sporophyten, der überdies durch seine thallophytische Gesamttracht (Abb. 2) stark an die Organisation vieler heutiger Gametophyten erinnert. So ist in den letzten Jahren die Zahl der Anhänger einer „homologen“ Ableitung zweifellos gewachsen. Auch Verf. neigt zu dieser Auffassung (vgl. ZIMMERMANN 1930a, S. 85 ff.). Allerdings ist der Meinungskampf keineswegs entschieden.

Ganz allgemein aber blieb bis heute die Überzeugung bestehen, dass die nächsten Verwandten der Bryophyten die heutigen Pteridophyten sind (Abb. 3). Die übliche Zusammenfassung beider Gruppen als „Archegoniaten“ drückt also einen anerkannten phylogenetischen Zusammenhang aus. Auch dass auf der anderen Seite die Grünalgen (entsprechend der Abb. 3) mit den Bryophyten verwandt sind, wird wenig angezweifelt. Die Auffassungsunterschiede liegen in den Spezialfragen: welche dieser Grünalgen -(und vielleicht auch der Archegoniaten-) Gruppen eine vermittelnde Rolle spielen. Und diese Fragen sind nach dem Verf. nur auf der Basis einer sorgfältigen *merkmalsphyletischen* Untersuchung zu entscheiden. Wir wollen daher bei unserer Untersuchung auch mit einer Betrachtung der phylogenetischen Abwandlung der einzelnen charakteristischen Bryophyt-Merkmale beginnen.

Die folgende Darstellung befasst sich nur mit der Gesamtphylogenie der Bryophyten-abteilung als Ganzen. Für die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Bryophyten-sippen untereinander muss auf die speziellen Abschnitte dieses Buches verwiesen werden.

Ich habe in den folgenden Abschnitten versucht, den phylogenetischen Prozess selbst ohne Rücksicht auf praktisch-systematische Zwangsvorstellungen oder sonstige subjektive Momente, nachzuerzählen, also „Phylogenetik als Phylogenetik“ zu betreiben. Wegen der methodologischen Einzelheiten darf ich wohl auf meine früheren

¹⁾ Seit 1917 bekannt, vgl. KIDSTON und LANG, sowie die Zusammenfassungen bei SCOTT (1923), HIRMER (1927) und ZIMMERMANN (1930a).

Ausführungen (ZIMMERMANN 1930a und 1931) verweisen. Hier möchte ich mich mit der Erklärung begnügen, dass sämliche im folgenden gezogenen phylogenetischen Schlüsse vermittelst der von mir (l.c) ausgeführten phylogenetischen Hilfsmittel durchgeführt sind, auch wo das im einzelnen nicht ausdrücklich erwähnt ist. (Vgl. dazu unten S. 456 f. Anm. 1).

§ 3. Merkmalsphylogenie der Bryophyten¹⁾: Der Generationswechsel²⁾.

In unserem geschichtlichen Einleitungskapitel nannten wir schon die beiden wichtigsten Auffassungen, wie solch ein Bryophyten-Generationswechsel entstanden sein mag:

1) Das Ableiten von einem „antithetischen“ Generationswechsel („antithetische“ Theorie, Abb. 1).

Nach dieser Auffassung, die auch als „Interkalationshypothese“ bezeichnet wird, bestand der Sporophyt ursprünglich nur aus der Zygote, bzw. aus einem wenigzelligen Gebilde, das Sporen erzeugte, so wie wir das heute noch bei manchen Grünalgen (*Coleochaete*, *Oedogonium*) finden. Wir nennen diese etwaige Ausgangsform des Generationswechsels den Oedogonium-Typ (Abb. 1 und 5 A.). Im Laufe der Phylogenie wuchs dann der Sporophyt mehr und mehr heran,

¹⁾ D. H. CAMPBELL, On the Phylogeny of the Archegoniata. Bot. Gaz. 1891 **16** 257. — — —, On the Relationships of the Archegoniata. Bot. Gaz. 1891 **16** 323. — — —, The Structure and Development of Mosses and Ferns. 3. Aufl. 1918. — — —, The Relationships of the Anthocerotaceae. Flora (GOEBEL-Festschrift 1925 **118**, **119** 62. H. HALLIER, Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. 3. Beih. z. Jahrb. d. Hamburg. Wiss. Anst. 1901 **19** 1. R. HARDER, Thallophyta in E. STRASBURGER, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 17. Aufl. Jena 1931. R. SCHÄDE, Studie zur Stammesgeschichte der Gefäßpflanzen auf Grund vergleichend-anatomischer und ökologischer Untersuchungen. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1917 **13** 97. — — —, Embryologische Untersuchungen zur Stammesgeschichte. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1920 **14** 87.

²⁾ J. BUDER, Der Generationswechsel der Pflanzen. Monatsh. f. d. naturw. Unt. 1816 **9** 451. H. CLAUSEN, Zur Entwicklungsgeschichte von Phyllophora Brodiae Ber. d. D. Bot. Ges. 1923 **47** 544. G. KLEBS, Alternation of Generations in the Thallophytes. Ann. of Bot. 1898 **12** 570. — — —, Über den Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Zentralbl. 1899 **22** 224. KNIEP, H. Ueber den Generationswechsel von Allomyces. Zeitschr. f. Bot. 1930 **22** 433. H. KYLIN, Generations- und Kernphasenwechsel. Naturwissenschaften 1917. — — —, Über die Entwicklungsgeschichte der Florideen Lunds. Univ. Arskr. N. F. Avd. 2 1930 **26** Nr. 6. H. POTONIÉ, Zur Stammesgeschichte des Farnprothalliums. Naturwiss. Wochenschr. 1907 N.F. **6** 161. O. RENNER, Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Zentralbl. 1916 **36** 337. L. K. ROSENVINGE, Phyllophora Brodiae, usw. Kgl. Danske Vidensk. Selbs K. 1929 **8**, Heft 4. F. v. WETTSTEIN, Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage I. Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererbungslehre 1924 **33** 1. — — —, Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose usw. II. Bibl. Genetica 1928 **10**.

bis zu dem aus Hunderten von Zellen bestehenden Sporophyten der Bryophyten. Ja, schliesslich wuchs der Sporophyt noch über dies Mass hinaus; er wurde zum Haupt-Lebensabschnitt, zur eigentlichen Pflanze, d. h. er dominierte bei den Pteridophyten und den Phanerogamen über den Gametophyten.

2) Das Ableiten von einem „homologen“ Generationswechsel. (*„homologe“ Theorie, Abb. 2).*

Nach dieser zweiten Auffassung waren beide Generationen bei den Ahnen der Archegoniaten schon gut entwickelt. Gametophyt und Sporophyt waren „homolog“ gebaut, d. h. äusserlich einander gleichgestaltet (Abb. 2 A.); nur trugen sie verschiedene Geschlechtsorgane: der Gametophyt trug Archegonien und Antheridien, der Sporophyt aber Sporangien. Der Gametophyt war bei dieser Ausgangsform haploid und der Sporophyt diploid, ein Chromosomengegensatz, der ihre regelmässige Alternanz sicherte. Wir nennen diese „homologe“ Ausgangsform: Dictyota-Typ (Abb. 2 A und 5 B).

Bei den beiden Hauptabteilungen der Archegoniaten entwickelte sich nun das Massenverhältnis zwischen Gametophyt und Sporophyt divergierend. Bei den Bryophyten (Abb. 2 B und 5 E) wurde der Sporophyt vom Gametophyten für sein ganzes Leben abhängig und damit in seiner äusseren Morphologie reduziert, wie wir das bei Parasiten häufig finden. Bei den Pteridophyten dagegen (Abb. 2 C und 5 F) wurde der Sporophyt zur Hauptgeneration; der reduzierte Gametophyt behielt (wenigstens zunächst) die an flüssiges Wasser gebundene und darum in Erdennähe sich abspielende Funktion des Sexualaktes. Aus dieser Funktion erklärt sich die relative Kleinheit der Moose gegenüber den Gefässpflanzen.

Kurz die Unterschiede zwischen den beiden Ableitungstheorien betreffen vor allem den Sporophyten. Nach der „antithetischen“ Theorie wurde der Sporophyt im Laufe der Phylogenie zwischen zwei aufeinanderfolgende Gametophytenstadien eingeschaltet; nach der „homologen“ Theorie war er dagegen mindestens auf der Organisationsstufe der Tange schon wohl ausgebildet und nahm erst später eine vom Gametophyten verschiedene Tracht an.

3) Paläobotanische Entscheidungsgründe.¹⁾.

Wir haben im geschichtlichen Kapitel schon ausgeführt, dass eine unbedingt zwingende Entscheidung zugunsten einer der beiden Auffassungen heute kaum möglich ist. Diese Unsicherheit wird vor allem bedingt durch die Spärlichkeit *aller Fossilien*, die den Generationswechsel unmittelbar kennzeichnen, durch die Spärlichkeit der Mossfossilien überhaupt. Wir kennen zwar, namentlich dank den glänzenden Untersuchungen WALTON's (1925 und 1928) heute wenigstens einigermassen sichere oberkarbonische Moose, vor allem Lebermose. Aber auch bei ihnen sind bislang keine Fortpflanzungsorgane bzw. Sporophyten beobachtet, so dass sich unsere Schlüsse über den Wandel des Generationswechsels auf fossile Moose nicht stützen können. Es sei daher bedingungslos anerkannt: Wir kennen unmittelbar keine fossilen Entwicklungsabläufe, die bestimmt zum Generationswechsel der heutigen Bryophyten vermitteln.

Wir nannten aber oben schon die ältesten fossilen Kormophyten, die zu den Psilophyten gehörigen Rhyniaceen aus dem Unter- und Mittel-Devon. Wichtig für unsere Frage ist, dass ihr Sporophyt in der Gesamttracht (ähnlich dem Gametophyten der Farne und vieler Lebermose) noch durchaus thallophytisch gebaut ist. Die Rhyniaceen bedeuten daher zunächst als älteste Landpflanzen eine starke Stütze für unsere Annahme, dass bei den Pteridophyten ehemals Sporophyt und Gametophyt „homolog“, nämlich thallos organisiert waren. Dies macht natürlich auch für die Bryophyten eine „homologe“ Ausgangsform des Generationswechsels wahrscheinlich. Für eine solche Schlussfolgerung wäre es allerdings erwünscht, dass uns auch der bisher noch nicht aufgefundene Rhyniaceen-Gametophyt unmittelbar bekannt würde. Doch ist an seiner thallophytischen Tracht kaum zu zweifeln. Allerdings spricht das Fehlen von fossilen *Rhynia*-Gametophyten für eine Vergänglichkeit der Geschlechtsgeneration, also für eine Reduktion des Gametophyten in Richtung der Pteridophytenorganisation²⁾.

¹⁾ W. TROLL, Bryophyta. Aus Hirmer, Handb. d. Paläobotanik 1927 1 137. J. WALTON, Carboniferous Bryophyta. I und II. Ann. of Bot. 1925 39 563 und 1928 42 707. H. WEYLAND, Beiträge zur Kenntnis fossiler Moose. Senckenbergiana 1925 7 8.

²⁾ Entgegen einer Aussersetzung PIA's (1931 S. 23) habe ich nie eine andere Auffassung vertreten. Sachlich stimme ich also mit PIA überein.

4) Algologische Entscheidungsgründe.

Niemand zweifelt wohl, dass sich die Archegoniaten aus dem Formenkreis der Algen im weitesten Sinne herleiten. Umstritten ist nur die Frage, welche Algen die nächsten Beziehungen zu den Archegoniaten aufweisen.

Bei einer solchen „vergleichenden“ Betrachtung zwischen zwei lebenden Pflanzengruppen, wie hier zwischen den Moosen und Algen, ist eine besonders vorsichtige Formulierung unserer Fragen geboten, wenn wir einigermassen sichere Schlüsse ziehen wollen.

Zunächst gilt es, einmal möglichst objektiv die Fortpflanzungsverhältnisse der Algen zu betrachten. Wir schalten also vorerst alle Rücksichten auf etwaige sippenphylogenetische Beziehungen zwischen Algen und Moose aus und fragen: Gibt es bei heutigen Algen Entwicklungsabläufe,

- a) die einen Ausgangspunkt für die Entstehung eines Generationswechsels nach Art der Archegoniaten darstellen?
- b) die mit dem Archegoniaten-Generationswechsel übereinstimmen?
- c) die eine Abwandlungsreihe in Richtung auf den Archegoniaten-Typ des Generationswechsels darstellen?

Zu diesen drei Fragen¹⁾ werden wir gesondert Stellung nehmen. Jede der Fragen wird nämlich von der „antithetischen“ und der „homologen“ Ableitungstheorie verschieden beantwortet.

a) Welche Algen-Ontogenie könnte einen Ausgangspunkt für die Entstehung eines Generationswechsels vom Archegoniaten-Typ darstellen?

Für unser Problem entscheidend ist die Gestalt des Sporophyten. Es kommen zwei Typen: der Oedogonium-Typ (Abb. 1 und 5 A) und der Dictyota-Typ (Abb. 2 A und 5 B) als mögliche Ausgangsformen in Frage. War der Sporophyt bei den Archegoniaten-Ahnen zunächst einzellig wie beim Oedogonium-Typ („antithetische“ Ausgangsform?) und wuchs er erst allmählich zu einem vielzelligen

¹⁾ Meist werden diese 3 Fragen als mixtum compositum unter der Formel erörtert: welcher Abschnitt der Lebenszyklen bei den Algen „der Sporophyt“ sei. Da ich es aber für unbedingt notwendig halte, auch hier die nomenklatorischen Fragen von den phylogenetischen zu trennen, so sei ausdrücklich betont, dass in der vorliegenden Untersuchung die Bezeichnungen „Sporophyt“ usw. für die Algen-Lebenszyklen zunächst lediglich als konventionelle Ausdrucksformen, aber ohne Rücksicht auf Homologien gewählt sind.

Gebilde heran? Oder war er wie beim Dictyota-Typ von vornherein ein vielzelliger Thallus („homologe“ Ausgangsform)?

Wenn wir zunächst einmal nur die heutigen Algen und Moose vergleichend betrachten, so müssen wir zugeben, dass sowohl die einzellige Zygote wie der vielzellige Thallus denkbare Ausgangsformen für die Herausbildung eines Moos-Sporophyten sind.

Oedogonium-Typ. Die Zygote solcher Grünalgen könnte tatsächlich durch einen allmählichen „Sterilisierungsprozess“ im Lauf der Phylogenie zum wenig gegliederten Lebensabschnitt mancher Lebermoose (z. B. *Riccia*) geworden sein, und sich dann innerhalb der Bryophyten zu den anderen reicher gegliederten Sporogonen, insbesondere der Laubmose, empordifferenziert haben.

Schwierigkeiten für diese „antithetische“ Entwicklungsannahme, von einem Oedogonium-Typ aus, erwachsen erst beim Problem, wie sich denn der Pteridophyten-Sporophyt ausgebildet haben mag. Die Kluft zwischen Moos-Sporogon und Pteridophyten-Sporophyt ist allzu gross. Und wenn nicht die Gametophyten der beiden Archegoniaten-Abteilungen samt ihren Fortpflanzungsorganen (Archegonien usw.) einander so ähnlich wären, — nach der Sporophyt-Morphologie allein wäre wohl niemand auf den Gedanken gekommen, die ungeschlechtliche Generation der Pteridophyten (also die eigentliche Farn- oder Bärlapp-Pflanze) vom Typ eines Moos-Sporogens herzuleiten.

Dictyota-Typ¹⁾ Vom thallosen Sporophyten des Dictyota-Typ (Abb. 2 A und 5 B) lässt sich der Moos-Sporophyt gleichfalls ableiten. Der Ableitungsweg bedeutet in diesem Fall eine morphologische Reduktion. Der Moos-Sporophyt, d. h. das Sporogon, ist nach dieser Auffassung ein Parasit auf dem Gametophyten geworden. Das ist eine Folge davon, dass der Gametophyt gewissermassen Brutpflege treibt, d. h. dass sich das Ei in organischer Verbindung mit dem Gametophyten entwickelt. Bei Tier- und Pflanzenparasiten trifft man ja häufig die Erscheinung, dass die vegetativen Einrichtungen zugunsten der Fortpflanzungsorgane reduziert sind. Das Moos-Sporogon ist also nach einer solchen „homologen“ Auffassung ein

¹⁾ Auch der Dictyota-Typ leitet sich wohl letzten Endes vom Oedogonium-Typ ab (vgl. dazu ZIMMERMANN 1930 S. 53).

parasitärer Thallus, der fast völlig auf die Fortpflanzungsorgane und die Einrichtungen zur Nahrungszuleitung beschränkt worden ist, da der Gametophyt fast die gesamte Ernährung übernommen hat. Dass namentlich die *Anthocerotales* durch eine autotrophe Teilernährung des Sporophyten in dieser Richtung vermitteln, hat u. a. CAMPBELL neuerdings ausgeführt.

Von einem *Dictyota*-Typ als Ausgangspunkt für den Archegoniaten-Generationswechsel lässt sich aber auch der Pteridophyten-Sporophyt wesentlich leichter herleiten als auf dem Umweg *Oedogonium*-Typ → Bryophyten-Typ. Die heute ziemlich allgemein angenommene POTONIÉ'sche „Übergipfelungstheorie“¹⁾ setzt als Ausgangspunkt für den Pteridophyten-Kormus einen Thallus, der in seinem äusseren Umrissen ungefähr einer *Dictyota* entspricht.

Zusammenfassend können wir diese erste Frage dahin beantworten: Der Moos-Generationswechsel selbst lässt sich ebensogut von einem *Oedogonium*-Typ wie von einem *Dictyota*-Typ ableiten. Wenn wir aber auch noch die Herkunft des Pteridophyten-Generationswechsels in Betracht ziehen, ist eine Ableitung vom *Dictyota*-Typ einfacher, d. h. sie bedeutet die erheblich geringeren Umwälzungen in der Organisation des Sporophyten.

b) Welche Entwicklungsabläufe heutiger Algen stimmen am meisten mit dem Bryophyten-Generationswechsel überein?

Hier kommen drei Typen in Frage: Bei den Rotalgen der Phyllophora Brodiaei-Typ (Abb. 5 H) und der Batrachospermum-Typ (Abb. 5 G), bei den Braunalgen der Cutleria-Typ (Abb. 5 C).

Phyllophora Brodiaei-Typ (Abb. 4 u. 5 H²⁾) Bei dieser marinischen Rotalge entwickelt sich parasitierend auf der haploiden Geschlechtspflanze (Gametophyt) eine diploide Sporen-Generation. Unverkennbar ist die Geschlechtspflanze wie bei den Moosen die selbständige Haupt-

¹⁾ Vgl. dazu POTONIÉ (1912) und ZIMMERMANN (1930a, S. 60ff). POTONIÉ war trotzdem merkwürdigerweise Anhänger einer „antithetischen“ Ableitung des Generationswechsels; so kam er zu einer äusserst komplizierten Vorstellung von der Herkunft des Archegoniaten-Generationswechsels. Da in diesem Punkte POTONIÉS (kaum irgendwie phylogenetisch gestützten) Ansichten keinen Widerhall gefunden haben, brauchen wir hier auf sie nicht weiter einzugehen.

²⁾ Erst ganz neuerdings ist dieser hochinteressante Typ durch die Untersuchungen von ROSENVINGE (1929), CLAUSSEN (1929) und KYLIN (1930) genauer bekannt geworden.

generation. Wie bei allen Florideen wächst auch bei *Phyllophora Brodiae* die Zygote nicht unmittelbar zu einer neuen Geschlechtspflanze aus. Sondern sie entwickelt sich hier zunächst als eine ungeschlechtliche, diploide, auf dem Gametophyten parasitierende 2. Generation („Gonimoblast“). Dies parasitäre Gebilde ist bei *Phyllophora Brodiae* eine krebsartige Wucherung. Der Parasitismus ist hier

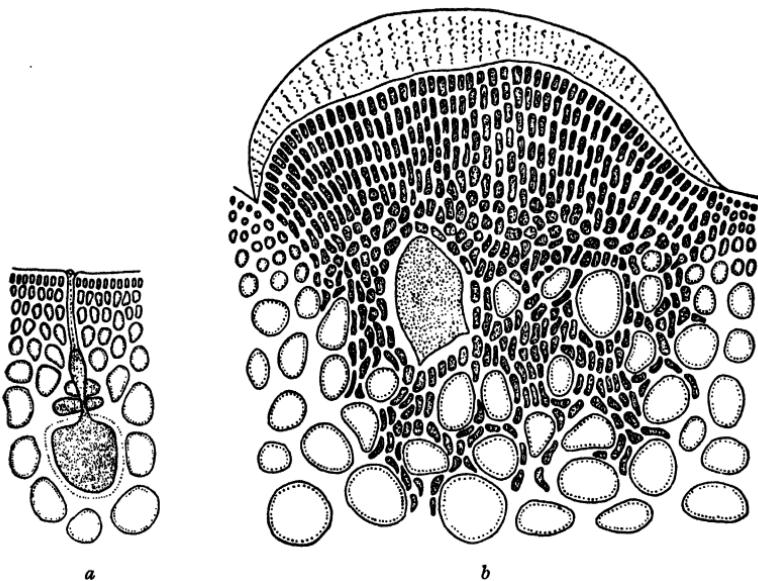


Abb. 4. Ein dem Bryophyten-Generationswechsel recht ähnlicher Entwicklungsablauf bei den Algen. *Phyllophora Brodiae*.

a. Verbindung zwischen Karpogon und Auxiliarzelle.

b. Eine junge „Actinococcus“-Pflanze. Die (kleinzellige) diploide ungeschlechtliche Generation parasitiert auf dem (grosszelligen) haploiden Gametophyten. Links neben der Mitte (grau punktiert) die grosse Auxiliarzelle des Gonimoblasten. Vergr. a, 325 ×; b 250 ×. — Nach HARALD KYLIN.

derart ausgeprägt, dass die ungeschlechtliche Generation b's in die letzte Zeit meist als eigene Gattung (*Actinococcus*) angesehen wurde. Die ungeschlechtliche parasitäre Generation erzeugt dann unter Reduktionsteilung wieder Sporen, aus denen ein neuer haploider Gametophyt entsteht. Der *Phyllophora Brodiae*-Typ stimmt also mit dem Bryophyten-Typ praktisch vollkommen überein. Unter den Algen kennen wir ihn bislang nur von *Phyllophora Brodiae* selbst.

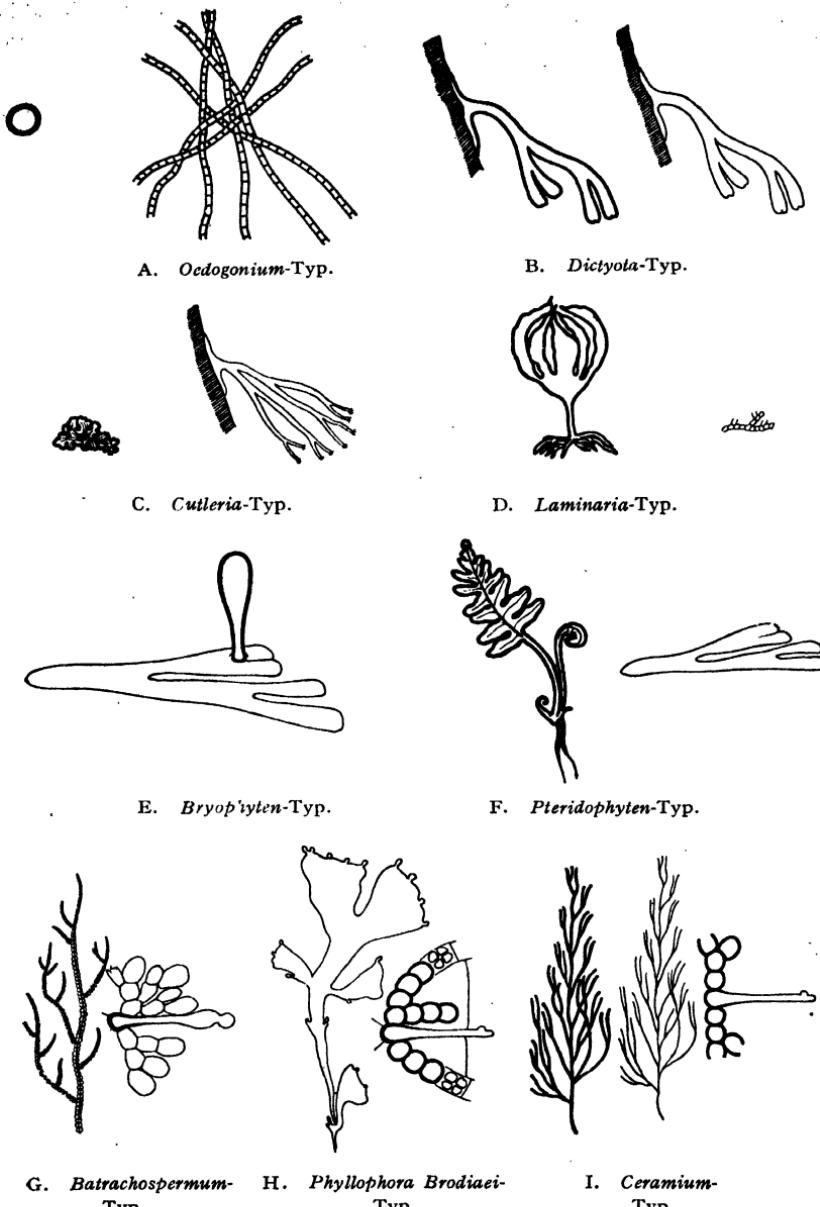


Abb. 5. Die Archegoniatentypen und die wichtigsten mit ihnen vergleichbaren Typen des Algentypenwechsels. Sporophyt (bzw. diploide Phase) jeweils kräftiger konturiert als Gametophyt (bzw. haploide Phase). Bei den 3 Rotalgen-Typen der untersten Reihe (G-I) sind neben dem Gesamtbild des Thallus auch die Oogonien mit Gonimblast gezeichnet. Sonst sind nur die Habitusbilder der beiden Generationen in angenehmerem Größenverhältnis wiedergegeben.

Batrachospermum-Typ (Abb. 5 G). Er unterscheidet sich vom Phyllophora-Brodiae-Typ und vom Bryophyten-Typ dadurch, dass die ungeschlechtliche Generation, der „Gonimoblast“, abgesehen von seiner häufig recht geringen Entwicklung haploid ist. Die Reduktionsteilung findet schon bei der Zygoten-Teilung statt.

Die über grosse Mehrzahl der übrigen Florideen gehört wohl einem dritten Typ an, dem „diplobiontischen“ **Ceramium-Typ** (Abb. 5 I). Hier haben wir drei Generationen:

- 1) eine haploide Geschlechtpflanze } Wie beim Phyllophora Brodiae-Typ, dazu noch
- 2) einen diploiden Gonimoblasten }
- 3) eine diploide Tetrasporenflanze. Denn entgegen dem Phyllophora-Brodiae-Typ findet die Reduktionsteilung nicht als Abschluss der Gonimoblast-Generation statt, sondern erst als Abschluss der (morphologisch mit dem Gametophyten übereinstimmenden) Tetrasporenflanze, bei der Tetrasporenbildung.

Cutleria-Typ (Abb. 5C). Bei der Braunalge *Cutleria* ist der Gametophyt haploid. Er ist ferner als Hauptpflanze (wie bei *Phyllophora Brodiae*) reicher gegliedert als die diploide ungeschlechtliche Pflanze. In beiden Merkmalen gleicht also der Generationswechsel demjenigen der Bryophyten. Abweichend aber ist das Verhalten der ♀ Keimzelle. Diese wird bei *Cutleria* frei und entwickelt sich nach der Befruchtung ausserhalb der Mutterpflanze. Der Sporophyt parasitiert also nicht wie bei den Moosen, sondern er ist eine unabhängig vom Gametophyten lebende Kruste; er muss sich demnach — im Gegensatz zum Moos-Sporophyten — völlig autotroph ernähren. Aber, wie schon oben angedeutet, liegt es durchaus im Bereich unserer Erfahrung, dass der Sporophyt seine Autotrophe aufgibt und damit einer weitgehenden Reduktion anheimfällt, in dem Augenblick, wo die Zygote sich nicht mehr ausserhalb des Gametophyten entwickelt.

Überblicken wir auch unsere 2. Frage an den Algen-Generationswechsel, so können wir sagen: Ohne Rücksicht auf etwaige phylogenetische Zusammenhänge steht der Phyllophora Brodiae-Typ dem Bryophyten-Typ des Generationswechsels am nächsten. Der Batrachospermum-Typ unterscheidet sich durch die haploide Chromosomenzahl, und der Cutleria-Typ durch die freie, d. h. nicht-parasitäre Entwicklung der Sporengeneration.

c) Welche Abwandlungsreihen des Algen-Generationswechsels sind mit der mutmasslichen Abwandlungsreihe des Archegoniaten-Generationswechsels zu vergleichen?

„Natürlich interessieren uns vor allem die Ansichten, wie wohl

die zuvor charakterisierten Generationswechseltypen der Algen entstanden sein mögen. Es kommt hier in Frage: Die Abwandlung des *Oedogonium*-Typs zum *Batrachospermum*-Typ und vielleicht auch zum *Phyllophora Brodiaei*-Typ (entsprechend einer „antithetischen“ Auffassung), sowie die Abwandlung des *Dictyota*-Typs einerseits zum *Cutleria*-Typ und andererseits zum *Laminaria*-Typ Abb. 5 D) (entsprechend einer „homologen“ Auffassung).

***Oedogonium*-Typ → *Batrachospermum*-Typ und → *Phyllophora Brodiaei*-Typ.**

Eine solche sehr wohl denkbare phylogenetische Entwicklungsreihe bedeutet auf ihrer ersten Etappe (*Batrachospermum*-Typ) die Entstehung einer parasitierenden Sporengeneration (Gonimoblast). Auf der 2. Etappe (*Phyllophora Brodiaei*-Typ) wird diese Sporengeneration dann dem Moos-Sporophyten dadurch noch ähnlicher, dass sie diploiden Charakter annimmt.

Diese Entwicklungsreihe illustriert jedenfalls zunächst recht gut die Entstehungsweise eines Gonimoblasten. Es ist an und für sich durchaus einleuchtend, dass der Gonimoblast bei den *Batrachospermum*-Ahnern im „antithetischen“ Sinne dadurch eingeschaltet wurde, dass die Zygote im Laufe der Phylogenie nicht mehr unmittelbar zu einer neuen Geschlechtspflanze auswuchs, sondern zu den sporogenen Fäden des Gonimoblasten.

Schwieriger ist der Anschluss des *Phyllophora Brodiaei*-Typs, wenn wir *Phyllophora Brodiaei* selbst ins Auge fassen. Wir müssen hier beachten, dass bei den Rotalgen neben den beiden „haplobiontischen“ Typen (dem *Batrachospermum*-Typ und dem *Phyllophora Brodiaei*-Typ) noch der „diplobiontische“ *Ceramium*-Typ (Abb. 5 I) vorkommt, ja sogar vorherrscht, und dass dieser letzte Typ sogar in der Gattung *Phyllophora* selbst vertreten ist. Daher ist ziemlich sicher mindestens die Fortpflanzungsweise von *Phyllophora Brodiaei* eine Reduktionserscheinung. ROSENVINGE deutet diese Möglichkeit an. Danach (s. unten S. 453) könnte z.B. ein Teil der ungeschlechtlichen (parasitierenden) Generation von *Phyllophora Brodiaei* der hier scheinbar fehlenden (aber bei anderen *Phyllophora*-Arten typisch entwickelten, also dem Gametophyten „homolog“ gestalteten) Tetrasporenplanze entsprechen. Aber wie auch diese Einzelhomologisierung durchzuführen ist, soviel ist sicher: Gerade der den Moosen unter den Algen am nächsten kommende *Phyllophora Brodiaei*-Typ ist nicht in rein „antithetischem“ Sinne entstanden. Höchstens die primäre Entwicklung eines Gonimoblasten wie beim *Ceramium*-Typ könnte „antithetisch“ verlaufen sein.

Die Rotalgen räumen jedoch der Annahme einer „antithetischen“ Ableitung eine andere Schwierigkeit aus dem Weg. Sie zeigen, dass im Laufe der Phylogenie der Ort der Reduktionsteilung an onto-

genetisch verschiedenen Entwicklungsstadien fixiert und damit also gegenüber dem äußerlich sichtbaren Generationswechsel „verschoben“ werden konnte. Denn bei den Rotalgen haben sich ja drei verschiedene Kombinationstypen von Kernphasen und Generationswechsel herausgebildet:

- 1) Der Batrachospermum-Typ mit Reduktionsteilung in der Zygote;
- 2) Der Phyllophora-Brodiae-Typ mit Reduktionsteilung am Ende der Gonimoblastentwicklung¹⁾;
- 3) Der Ceramium-Typ mit Reduktionsteilung in einer (der Geschlechtspflanze morphologisch homologen) Pflanze, die dadurch zur Tetrasporenfarn wird.

Jedenfalls ergibt sich auf diese Weise, dass die morphologisch einander deutlich homologen Gonimoblasten bald haploid (*Batrachospermum*), bald diploid (*Ceramium*) sind.

Dictyota-Typ → Cutleria-Typ und → Laminaria-Typ. In dieser Braunalgenreihe lässt sich die phylogenetische Abwandlung viel klarer übersehen als bei den Rotalgen. Es herrscht wohl allgemein die Überzeugung, dass primär bei den Braunalgen ein ausgesprochener „homologer“ Generationswechsel wie heute noch bei *Dictyota dichotoma* (Abb. 5 B) — geherrscht hat²⁾, und dass sich davon divergierend: der Laminaria-Typ (Abb. 5 D) durch Reduktion des Gametophyten, so wie der Cutleria-Typ (Abb. 5 C) durch Reduktion des Sporophyten entwickelt haben. Die Begründung für diese Auffassung geht von der Überzeugung aus, dass eine so weitgehend — namentlich im Zellbau — übereinstimmende Sippe wie die Braunalgen unbedingt monophyletisch entstanden ist. Wir haben also ein Recht, die Formen des Generationswechsels von einander bzw. von einer gemeinsamen Urform abzuleiten. Als solche gemeinsame Urform kommt aber nur der in den morphologisch verschiedensten Gruppen (übrigens auch bei Grün- und Rotalgen sowie bei Pilzen) überlieferte Dictyota-Typ ernstlich in Frage.

Diese Entwicklung ist auch die einzige ökologisch verständliche Abwandlungsrichtung. Das wird ohne weiteres klar, wenn wir etwaige andere denkbare Ableitungsmöglichkeiten prüfen. Die beiden ungleichen Generationen des Cutleria- und Laminaria-

¹⁾ Wenn nicht (entsprechend der oben angedeuteten Auffassung ROSENVINGES) der Gonimoblast hier teilweise eine reduzierte Tetrasporenfarn ist.

²⁾ Vgl. Anm. 1 S. 446.

Typ stellen doch offensichtlich Anpassungen an ungleiche Lebensbedingungen (Jahreszeiten usw.) dar. Es wäre daher ökologisch unverständlich, wenn etwa im Gegensatz zu unserer obigen Differenzierungsannahme ein anfänglich kleiner Gametophyt vom Bau des *Laminaria*-Gametophyten sich morphologisch angeglichen hätte an den dazugehörigen Sporophyten.

Vermutlich zeigen auch die Rotalgen wenigstens in einzelnen Formen Parallelen zu dieser Abwandlung des Generationswechsels bei den Braunalgen. Die weitverbreitete Fortpflanzungsform des „diplobiontischen“ *Ceramium*-Typs entspricht mit ihren gleichwertig entwickelten Sporophyten (Tetrasporenplanze) und Gametophyten dem *Dictyota*-Typ und ist sicher eine relativ ursprüngliche Fortpflanzungsweise. Von diesem *Ceramium*-Typ ausgehend wäre dann *Phyllophora Brodiae* eine Form mit reduziertem Sporophyten und *Ceramium centralulum* mit reduziertem Gametophyten.

Wenn die oben angedeuteten Vermutungen ROSENVINGES zutreffen, hat nämlich *Phyllophora Brodiae* einen reduzierten Sporophyten. Bei den diplobiontischen Rotalgen (z.B. *Phyllophora membranifolia*) haben wir ja auch einen „homologen“ Wechsel zwischen den morphologisch gleich gestalteten Gametophyten und Tetrasporenplanzen. Von diesem Typ als Ausgangsform nimmt nun ROSENVINGE an, dass bei *Phyllophora Brodiae* die Tetrasporenplanze (der „Sporophyt“) auf einen Teilabschnitt des „Gonimoblasten“ (im Sinne der Abb. 4) reduziert sei.

Ceramium centralulum stellt dann nach SVEDELIUS umgekehrt den Generationswechsels-Typ mit reduziertem Gametophyten dar, entspricht also dem *Laminaria*- und *Pteridophyten*-Typ.

Bei den Grünalgen sind die Zusammenhänge zwischen dem Cladophora-Typ und dem Codium-Typ (vgl. dazu HARDER 1931, Abb. 352, S. 330) noch nicht klar genug, als dass wir auf sie eingehen könnten. Es ist aber auch hier wahrscheinlich, dass der dem *Dictyota*-Typ entsprechende Cladophora-Typ, zu dem *Ulva lactuca* gehört, relativ ursprünglich ist.

Und schliesslich ist bedeutsam, dass auch bei Pilzen der *Dictyota*-Typ des Generationswechsels neuerdings (1930) durch KNIEP entdeckt wurde. *Allomyces javanicus* Kniep zeigt wie *Dictyota dichotoma* einen diploiden Sporophyten und einen haploiden Gametophyten von morphologisch übereinstimmender Tracht. Da *Allomyces* auch sonst primitive Merkmale wie freibewegliche ♀ Gameten besitzt, könnte man auch in ihm ein „lebendes Fossil“, eine phylogenetische Ausgangsform innerhalb der Pilzgruppen sehen.

Als Überblick über diese dritte Frage, die wir an den Algengenerationswechsel gerichtet haben, können wir feststellen: Algen-

entwicklungsreihen, die zu einem dem Bryophyten-Typ vergleichbaren Endstadium des Generationswechsels führen, zeigen als Ausgangsform eine „homologe“ Gestaltung von Gametophyt und Sporophyt. Wir haben als eine derartige Abwandlung auf den Bryophyten-Typ hin *Cutleria*- und *Phyllophora Brodiaei* mit reduzierten Sporophyten sowie als Abwandlung auf den Pteridophyten-Typ hin *Laminaria* und *Ceramium centralatum* mit reduziertem Gametophyten.

Insgesamt scheint mir daher eine „homologe“ Ableitung des Bryophyten-Generationswechsels besser gestützt als die „antithetische“:

- 1) Weil die ältesten fossil bekannten Kormophyten (die Psilophyten) einen ursprünglich „homologen“ Generationswechsel nahelegen.
- 2) Weil der Pteridophyten-Sporophyt sich viel leichter von einer dem Gametophyten homolog gebauten Sporengeneration als von einem Moos-Sporophyten ableiten lässt.
- 3) Weil bei mehreren Algengruppen ganz entsprechende Abwandlungen einer „homologen“ Ausgangsform stattgefunden haben, und zwar bei Rot- und Braunalgen divergierend: bald unter Reduktion des Gametophyten; bald unter Reduktion des Sporophyten.

§ 4. Merkmalsphylogenie der Bryophyten: Gametangienentwicklung¹⁾ ²⁾.

Die Gestaltung der Gametangien, d. h. die Ausbildung der Archegonien und Antheridien, ist eine zweite, allerdings auch bei den Pteridophyten ziemlich gleichartig entwickelte Eigentümlichkeit der Bryophyten. DAVIS (1903) hat in klarer Weise die phylogenetische Entwicklung dieser Gametangien dargetan (Abb. 6). BOWER (1908) und wohl die meisten Phylogenetiker haben diese Auffassung

¹⁾ DE BARY, Über den Befruchtungsvorgang bei den Characeen. Monatsber. d. Ak. d. Wiss. Berlin 1871 227. H. BRAUN, Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Monatsber. Ak. d. Wiss. Berlin 1853 45. B. M. DAVIS, The Origin of the Archegonium. Ann. of Bot. 1903 17 477. A. ERNST, Über Pseudo-Hermaphroditismus und andere Missbildungen der Oogonien von *Nitella syncarpa* (Thunill.) Kützing. Flora 1901 88 1. K. GOEBEL, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Handb. d. Bot. 1884 3 99. — —, Die Deutung der Characeen-Antheridien Flora 1930 124 491. G. GOTZ, Über die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Zeitung 1899 57 1. K. MEYER, Zur Frage von der Homologie der Geschlechtsorgane und der Phylogenie des Archegoniums. Biol. Zeitschr. Moskau 1912 2 177.

²⁾ Für die Phylogenie der Keimzellen selbst vgl. ZIMMERMANN 1930 Abb. 90 S 88 ff.

angenommen. Sie erscheint im Rahmen der Gesamtphylogenie pflanzlicher Fortpflanzungsorgane unbedingt einleuchtend. Der Gesamtgang der Gametangien-Phylogenie spielte sich demnach in folgenden Schritten ab:

Bei einfach organisierten Algen (z. B. bei *Ckamymdomonas* oder auch bei *Ulva lactuca*) ist noch jede Zelle prinzipiell ein Keimzellbehälter, bzw., wenn es sich um die Geschlechtsgeneration handelt, ein Gametangium. Die Keimzellbildung besteht dann in diesen Fällen darin, dass sich die Mutterzellen gegenüber den vegetativen Zellen

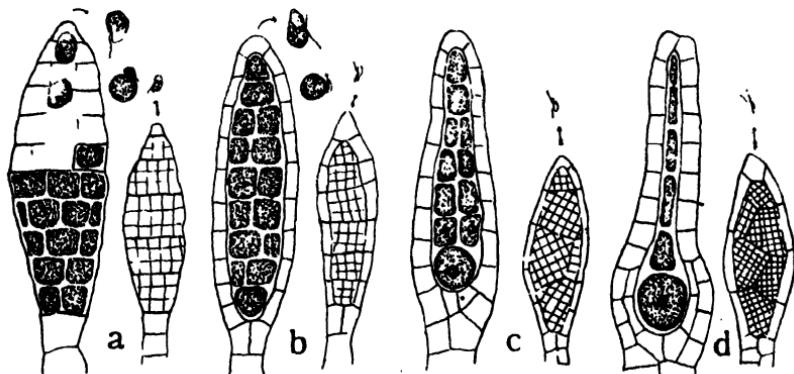


Abb. 6. Gametangien-Phylogenie. *a*, Gametangien der heutigen Phaeophyceen (z.B. *Ectocarpus virescens*), bzw. der Urform; *b* und *c*, hypothetische Zwischenformen; *d*, einfaches Archegonium und Antheridium. — Nach DAVIS.

etwas reichlicher teilen und ihre Abkömmlinge dann als Keimzellen frei werden. Im übrigen unterscheiden sich die Mutterzellen als Keimzellbehälter kaum von den vegetativen Zellen.

Als erster weiterer Spezialisierungsschritt in Richtung auf die Archegoniaten-Gametangien finden wir eine deutliche morphologische Differenzierung zwischen den vegetativen Zellen und den Fortpflanzungs-Mutterzellen, die zu Keimzellbehältern werden. Bei den heutigen monergiden Grünalgen ist dieser Spezialisierungsschritt kaum mehr vertreten. Dagegen findet er sich als typische Ausbildungsform bei den Braunalgen (Phaeophyceen) (Abb. 6a).

Ein zweiter Differenzierungsschritt, der vegetative Zellen schafft (also eine „Sterilisierung“ im Sinne BOWER’s), ist die Ausbildung einer sterilen Hüllschicht um die Gametangien; die peripher gelegenen Zellen werden nicht mehr zu Keimzellen, sondern sie

bilden nun die Antheridien- bzw. Archegonienwandung. (Abb. 6b) Die Vermutung BOWER's, dass diese „Sterilisierung“ im Zusammenhang mit dem Übergang zum Landleben und der damit gesteigerten Austrocknungsgefahr erfolgte, ist durchaus begründet.

Die weitere Fortbildung zu den Bryophyten-Gametangien betrifft dann eigentlich nur noch die Archegonien allein. Hier werden alle Zellen mit Ausnahme der basalen Zelle des Gametangien-Inhalts (d. h. der Eizelle) „sterilisiert“. Es bilden damit die oberen Zellen des Gametangien-Inhalts als Halskanal- und Bauchkanal-Zellen eine sterile Reihe, die bekanntlich beim Reifen der Archegonien verschleimt und so den Spermatozoen einen unmittelbaren Zugang zur Eizelle schafft. (Abb. 6c und d.)

Eine zweite Auffassung nimmt für die Gametangienphylogenie an, dass die Wand der Archegoniaten-Gametangien durch Verwachsung steriler Hüllfäden entstanden sei. Es seien also zunächst nackte Antheridien: (ganz entsprechend der Abb. 6) und nackte Eizellen vorhanden gewesen.

Später (wohl beim Übergang zum Landleben) seien dann seitlich miteinander, „kongenital“, verwachsene Hüllfäden hinzugekommen. Und schliesslich sei im Laufe der Phylogenie die fäidige Hüllschicht mit den fertilen Zellen so innig und so frühzeitig verwachsen, dass die beiden Teile im embryonalen Zustand gar nicht mehr als gesonderte Gewebe erkennbar blieben.

Diese Auffassung ist wiederholt in einem mehr idealistischen, selten jedoch in einem eigentlich phylogenetischen Sinne vertreten worden¹⁾.

Infogedessen ist diese Theorie auch noch recht vieldeutig. Vor allem wird selten gesagt, aus welchem Gewebe des Ausgangstyps (Gametangium selbst oder umgebendes Gewebe?) die Hüllfäden herausgewachsen sein sollen. Der genaue Ort aber ist sehr wichtig, wenn wir diese Hüllfäden-Hypothese der oben erwähnten DAVISSCHEN Auffassung gegenüberstellen. Nehmen wir z.B. an, die Hüllfäden seien allgemein an der Oberfläche nackter Gametangien entsprungen, und sie seien von Anfang an „kongenital“ miteinander gewesen, dann besteht sachlich gegenüber der DAVISSCHEN Auffassung kein nennenswerter Unterschied. Denn wir können ganz allgemein sagen: jede tangentielle Zellteilungswand gliedert nach aussen einen (ein- oder mehrzelligen) „Faden“ ab, der mit anderen, gleich gebildeten Nachbar-„fädern“ „kongenital“ verwachsen ist (Vgl. ZIMMERMANN 1930 S. 49 Abb. 15).

Jedenfalls sind für die Ausbildung ehemals freier Hüllfäden bisher keine merkmals-phyletischen Argumente angegeben. Auch die Ontogenie heutiger Archegonien und Antheridien gibt nicht die geringsten Anhaltspunkte für eine solche phylogenetische Hypothese. Die Hüllfäden-Ableitung ist wohl nur eine Konzession an den Versuch, *Chara* oder *Nitella* zu „Ahnenformen“ der Bryophyten zu steinpeln.

Im ganzen wird man darum die oben geschilderte DAVISSCHE Ableitung als die einzige phylogenetische entwickelte Ableitung bezeichnen müssen.

¹⁾ Phylogenetisch vertrat z.B. HALLIER 1901 diese Auffassung. Für die mehr idealistische Form der Ableitung bei den anderen Autoren ist bezeichnend, dass es kaum eine zeichnerische Darstellung einer solchen etwaigen Hüllfadenumbildung gibt. Eine wirklich klare phylogenetische Auffassung wird sich immer in einer Zeichnung wieder-geßen lassen.

Übersicht über die phylogenetischen Wandlung der Bryophyten-Merkmale¹⁾

Merkmale:	Ursprünglicher Zustand	Beispiele	Abgeleiteter Zustand	Beispiele	Begründung
1) Masseverhältnisse der Generationen	Sporophyt und Gametophyt gleich	Chlorophyceae: Ulvales; Dicotyledonophyceae: Dicoty wholem; Rhodophyceae: Polysiphonia violacea	a) dominierender Gametophyt b) dominierender Sporophyt	Bryophyta Pteridophyta	s. oben S. 439.
2) Vegetative Gestalt des Gametophyten	Massiger Thallus, ohne scharf abgegrenztes langdauerndes Fadenprotostoma	Hepaticae	lang andauerndes deutlich abgegrenztes Protonema	Musci	Protonema ist eine Spezialerscheinung, die auf die verhältnismässig enge Gruppe der Musci beschränkt ist. (Vgl. unten Ann. 2.)
3) Sporsbildung am Gametophyten	thalloser Zustand	Marchantiaceae Ricciaceae Anthocerotales thallose Jungermanniales	frondoser Zustand	foliose Jungfern-niales Musci	Allgemeine Entwicklungsrichtung der Kormophyten.
4) Thallusanatomie	keine Atenhöhlen	Mehrzahl der Bryophyten	Atenhöhlen vorhanden	Marchantiales	Ausgesprochene Spezialisierung einer verhältnismässig kleinen Gruppe.
5) Vegetationspunkt	gleichartige Scheitelzellen	Die ältesten Archegoniaten, die Psilophyten und manche altherangeordneten Organismen wie viele Lycopodien	Eine einzige grosse Scheitelzelle	Bryophyten, viele Pteridophyten	Ist eine grosse Scheitelzelle eine Differenzierung, die bei den ältesten fossilen Kormophyten noch nicht vorhanden war (vgl. unten Ann. 3).
6) Gametangienbau	alle Zellen fertil	Phaeophyceen, z.B. Ectocarpus	Wandschicht steril	Bryophyten und Pteridophyten	Spezialisierung, die den tangentialen Wasserbewohnern fehlt.
7) Sporophytigeneration	Sporophyt nicht in verschiedenen differenzierten Teile gegliedert, höchstens ein Russ ausgebildet	Hepaticae	reich gegliedert in Seta und oft recht kompliziert gebaute Kapsel	Musci	Spezialisierung, die auf eine verhältnismässig kleine Gruppe beschränkt ist.
7) Columna und Eateren bzw. Nebenzellen	Im Innern des Sporangiums keine sterilen Zellen	Ricciaceen	sterile Zellen als Columnella sterile Zellen als Elateren sterile Zellen als Nebenzellen	Anthoceratales, Musci, Hornea (Psilotophyten) Marchantia Pellia, Anura	(Ann. 4)
8) Chromatophorenfarbe	grün	Chlorophyta, Archegoniatae, Phanerogamiae	braun	Phaeophyta	Divergierende Entwicklungs-tendenzen.

¹⁾ Literatur (s. auch die Literaturverzeichnisse S. 433, 442 und 454). M. FLEISCHER, Die Sporenenkernung und vegetative Fortpflanzung der Ephemerops tibialis, Ann. Bot. 1929 **2** 11. K. GOETZ, Morphologische und biologische Studien. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1888 **7** 1. — Archegoniatstudien. I. Die einfache Form der Moose. Flora Erzähnsburg 1892 **76** 92. R. KRAUSE und H. WEYL, Abh. d. Preuss. Geol. Landesanst. N.F. Heft 131 1931. H. KUHLBRODT, Über die phyletische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates am Sporophyten der Moose. Beitr. z. Allg. Bot. 1932 **2** 363. A. G. TANSLEY und E. CHICK, Notes on the Conducting Tissue-System in Bryophyta. Ann. of Bot. 1901 **15**.

§ 5. Merkmalsphylogenie der Bryophyten: Entwicklung einiger weiterer Merkmale.

Für die im allgemeinen ziemlich wenig umstrittene phylogenetische Entstehung einiger weiterer Bryophyten-Merkmale müssen wir uns mit einer tabellarischen Uebersicht (S. 457) begnügen. Die Tabelle enthält auch die bisher geschilderten Merkmale. Zur Erläuterung der tabellarisch gegebenen Daten sind einige Anmerkungen angefügt.



Abb. 7. Sporangium von *Hornea Lignieri*, mit Columella.—Vergr. 30 × .

Wegen eines zweiten gleichfalls viel verwendeten Hilfsmittels: Merkmale, die relativ weiten Gruppen gemeinsam sind, sind ursprünglicher als Merkmale engerer Gruppen, vgl. ZIMMERMANN 1981 S. 1003.

Anmerkung 2. Bei der Protonema-Frage handelt es sich natürlich nur um Ahnenformen, die wenigstens in einem Teil ihres Körpers schon einen massigen Thallus entwickelt hatten. Noch frühere Ahnen der Bryophyten, wie sie etwa im Präkambrium gelebt haben, werden wohl (wie damals die meisten Pflanzen) einen fädigen bzw. einzelligen Aufbau gezeigt haben.

Anmerkung 3. Auch der Gegensatz zwischen einer einzigen grossen Scheitelzelle, def allein eine prinzipiell unbegrenzte Teilungsfähigkeit zukommt, und der Masse

Anmerkung 1. Die Mehrzahl der Begründungen läuft darauf hinaus, dass Spezialisationserscheinungen als abgeleitet angesehen werden von einem nicht spezialisierten Zustand. Rein merkmalsphyletisch ist diese Auffassung unangreifbar. Wir wissen ja, dass die Gesamtphylogenie des Pflanzenreichs auf eine zunehmende Differenzierung der Zellen hinaus läuft, dergestalt, dass ursprünglich alle Zellen gleich waren, während im Laufe der Phylogenie immer mehr Zelltypen und Organe unterscheidbar wurden (ZIMMERMANN 1980a Abb. 2 S. 28). Dass in dieser Weise innerhalb der Gesamtphylogenie das Differenzierte (z.B. durch verschiedene Zellformen unterscheidbare Gewebe) aus dem Undifferenzierten entstanden ist, ist also nicht zu bezweifeln. Die Bedenken im Einzelnen sind wohl mehr sippiphyletischer Art; d.h. sie betreffen die Frage: wann, innerhalb welcher Gruppen der Differenzierungsschritt vollzogen wurde, — ob nicht gelegentlich eine rückläufige Bewegung eingesetzt hat, — ob die Differenzierung einmalig oder „polyphyletisch“ vor sich gegangen ist, d.h. erst vor sich gegangen ist, nachdem die für die btr. Gruppe gemeinsam charakteristischen Merkmale schon erreicht waren usw. Auf Einzelbeispiele zur näheren Erläuterung kommen wir in Anm. 2 und 3 noch zurück.

nur begrenzt teilungsfähiger Zellen, ist eine Differenzierung. Daher ist sicher die Arbeitsteilung in eine grosse Scheitelzelle (so bei vielen Bryophyten und Pteridophyten) sowie in die Masse der übrigen begrenzt teilungsfähigen Zellen, eine sekundäre Erwerbung. Es dreht sich nur um die Frage, wann die grosse Scheitelzelle erworben worden ist. Bei ihrer weiten Verbreitung unter den Bryophyten könnte man z.B. annehmen, dass schon die gemeinsamen Archegoniaten-Ahnen während ihres Wasserlebens ähnlich wie auch *Dictyota dichotoma* diese grosse Scheitelzelle besessen hätten. Gegen eine solche Annahme spricht aber der vielzellige Vegetationspunkt der Psilophyten. Immerhin wird man diese Frage als nicht endgültig geklärt bezeichnen müssen. Die Zahl der fossilen Pflanzen mit deutlich erkennbarem Vegetationspunkt ist allzu klein.

Anmerkung 4. Auch bei einer Psilophyte (*Hornca*) findet sich eine Columella (Abb. 7). Da aber diese Columella nur bei einer relativ kleinen Zahl von Archegoniatengruppen vorkommt, handelt es sich eher um eine Spezialisierungsscheinung, die in verschiedenen Gruppen konvergent auftrat. Die Protostelen-Struktur der vegetativen Teile bedeutet allerdings eine gemeinsame anatomische Grundlage für die Ausgliederung eines zentralen Gewebestranges in allen solchen „Telomen“, zu denen auch die Sporangien zu rechnen sind.

Anmerkung 5. PiA, wohl der beste Kenner fossiler Algen, hat neudings (1931) wieder die Schencksche Annahme aufgegriffen, die Archegoniaten-Ahne hätten braune Chromatophoren besessen. PiA geht dabei von der Annahme aus, die altpaläozoischen Tange (für die er die silurische und devonische Gattung *Prototaxites* Dawson als typischen Vertreter ansieht), hätten braune Chromatophoren gehabt. Aber schon diese Voraussetzung ist völlig unbewiesen. PiA vermutet diese Chromatophorenfarbe, weil der massive tangartige Thallus von *Prototaxites* heute vorzugsweise bei den Phaeophyceen vorkommt, also mit brauner Chromatophorenfarbe gekoppelt auftritt. Diese Annahme, dass heute gekoppelte Merkmale auch in der Vergangenheit gekoppelt gewesen seien, wird zwar sehr oft gemacht, trotzdem sie sehr oft irreführt hat. Ich erinnere nur an die klassischen Beispiele, dass man ursprünglich die karbonischen Calamiten und Lepidophyten für Samenpflanzen ansah, weil man nur bei heutigen Samenpflanzen so beträchtliches Dickenwachstum kannte, und dass man lange Zeit für die farnähnlichen Wedel der Steinkohlen-Zeit farnähnliche Fortpflanzungsorgane annahm, weil der Pteridospermentyp, d.h. die Kombination eines farnähnlichen Laubes mit Samen heute nicht vorkommt. Je weiter wir zurückgehen, um so mehr müssen wir mit ungewöhnlichen Merkmalskombinationen rechnen.

Diese allgemein anerkannten Beispiele von „Kombinations-Zwischenstufen“ machen es auch durchaus denkbar, dass es im Altpaläozoikum grosse Tange mit grünen Chromatophoren gegeben hat. Jedenfalls ist eine solche Annahme a priori nicht weniger unwahrscheinlich, als dass im Jungpaläozoikum „Kryptogamen“ als grosse Bäume mit reichlich Sekundärholz gelebt haben. Der phylogenetische Prozess, dass aus einem alten Formenkreis die grossen Formen ausgestorben sind und nur noch kleinere Nachzüglerleben, ist ja etwas durchaus häufiges. Man denke an die genannten Bärlapp- an die Schachtelhalm-Verwandte (*Lycopida* und *Articulata*) oder fürs Tierreich an die Saurier. Kurz, wir wissen nicht, ob *Prototaxites* grüne oder braune oder rote oder sonstwie gefärbte Chromatophoren besessen hat.

Aber selbst, wenn für *Prototaxites* oder ähnliche altpaläozoische Tange braune Chromatophoren wahrscheinlich gemacht würden, wäre damit noch nicht gesagt, dass auch die Archegoniaten-Ahnen einmal braune Chromatophoren (samt dem damit verbundenen Assimilationsstoffwechsel: Fucosan usw.) besessen hätten. Dass *Prototaxites* in die unmittelbare Ahnenlinie der Archegoniaten hineingehört, ist durchaus unwahr-

scheinlich, namentlich wenn die von KRÄUSEL neuerdings (1931) gemachte Beobachtung über seine sehr eigentümliche und von den alttümlichen Archegoniaten abweichende Morphologie allgemein zuträfe. *Prototaxites* gehört offensichtlich einer Seitenlinie zur Ahnenreihe der Archegoniaten an.

Die Annahme einer ehemaligen braunen, d.h. Phaeophyceen-ähnlichen, Chromatophorenfarbe für die Archegoniaten-Ahnen bedeutet aber überhaupt eine recht erhebliche Komplikierung des phylogenetischen Wandels. Sie bedeutet nämlich die Annahme, dass sich die Chromatophorenfarbe erst von grün nach braun und dann wieder von braun nach grün zurückverwandelt habe. Die braune Chromatophorenfarbe der Phaeophyceen ist ja offensichtlich ein Spezialisationsmerkmal einer auch in anderen Merkmalen (trichothallisches Wachstum, Spermatozoen und Schwärmerform usw.) spezialisierten Gruppe. Die grüne Chromatophorenfarbe ist unzweifelhaft in einer phylogenetisch viel umfassenderen Organismengruppe verbreitet als die braune Chromatophorenfarbe, die grüne Chromatophorenfarbe ist also (vgl. ZIMMERMANN 1931 S. 1003) primitiver als die braune. Will man somit die Archegoniaten direkt von braunen Tangen ableiten, so leitet man sie indirekt von grünen Algen ab. Das ist aber eine Komplikation, die man nur annehmen könnte, wenn sehr zwingende Gründe dafür sprächen. Diese fehlen jedoch. Die Annahme, dass die Archegoniatenahnen, die so weit verbreitete „typische“ Chlorophyllfarbe (vgl. *Euglena*, *Volvox*, *Ulva*, *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Vaucheria*, *Acetabularia*, *Chara* usw.) beibehalten hat, ist sicher viel einfacher. Sie wird noch dadurch gestützt, dass auch in Einzelheiten die grünen Chromatophoren der Archegoniaten mit denen der Chlorophyten übereinstimmen. Ich erinnere nur, dass die für viele Algen so charakteristischen Pyrenoide auch bei Archegoniaten (*Anthoceros* und *Selaginella*) auftreten.

Wie PIA selbst andeutet (l.c. S. 22), geht seine Annahme eines *Prototaxites*-ähnlichen Phaeophyten als Archegoniaten-Ahnen letzten Endes auf den Wunsch zurück, die „tatsächlich bekannten“ d.h. die fossil überlieferten Formen in einen phylogenetisch erkannten Zusammenhang zu bringen. Wenn dieser Wunsch bedeuten soll, dass fossil überlieferte Formen auch ohne zwingende rein-phylogenetische Beweise in mutmassliche Ahnenlinien eingesetzt werden sollen, dass also z.B. die doch recht problematischen *Prototaxites*-Arten in der Archegoniaten-Ahnenlinie untergebracht werden sollen, dann muss ein solcher Wunsch als ein spezifisch systematischer Wunsch angesehen werden, aber nicht als der Gedankengang eines Phylogenetikers, der ohne Rücksicht auf die Einordnung der heute zufällig erhaltenen Fossilien die Phylogenie als Wandlungsprozess erkennen will. Hier trennen sich die Wege des Systematikers und des Phylogenetikers.

§ 6. Sippenphylogenie der Bryophyten¹⁾. Für die Sippenphylogenie der Moose müssen wir uns, wie bei allen sippenphyletischen Unter-

¹⁾ A. H. CHURCH, Thalassiophyta and the Subaerial Transmigration. Oxford Bot. Memoirs 1919 **3**. M. FLEISCHER, Bemerkungen über „Morphologische Untersuchungen über die Phylogenie der Laubmoose“ usw. Ann. Bryol. 1930 **3** 89. F. E. FRITSCH, Thalassiophyta and the Algal Ancestry of the Higher Plants. New Phytologist 1921 **20** 165. F. KIENITZ-GERLOFF, Über den genetischen Zusammenhang der Moose mit den Gefäß-kryptogamen und Phanerogamen. Bot. Zeitg. 1876 **34** 706. H. LEITGEB, Untersuchung über die Lebermoose VI. Graz. 1881. J. P. LOTS, Vorträge über botanische Stammesgeschichte Bd. **2** Jena 1909. A. MEYER, Die Vorvegetation der Pteridophyten, der Gymnospermen, Angiospermen und Bryophyten. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1910 **28** 308. J. MASSART, Recherches sur les organismes inférieurs. Autoref. Bot. Centralbl. 1902

suchungen klar sein, dass sich die einzelnen Merkmale unabhängig voneinander gewandelt haben können. In einzelnen Fällen mögen auch rückläufige oder parallele Entwicklungen vorgekommen sein. Dadurch werden sichere Schlüsse erheblich erschwert. Aus der Gesamtheit der Merkmale und ihrer Abwandlung lässt sich aber wenigstens in grossen Zügen ein einigermassen wahrscheinliches Bild der Bryophyten-Sippenphylogenie skizzieren.

Die Archegoniaten-Ahnen.

Im Altpalaeozoikum (jedenfalls vor dem Obersilur) existierten Grünalgen der Brandungszone mit einem allgemeinen Aufbau des dichotomen¹⁾ Thallus und einem Generationswechsel, der der Braunalge *Dictyota dichotoma* entsprochen haben mag. Ein mechanischer Achsenstrang, wie er den Thallus anderer Braunalgen der Brandungszone (z. B. *Fucus*) durchzieht, war auch bei den Archegoniaten-Ahnen entwickelt. Das Wachstum des Thallus erfolgte zwar vorzugsweise am Scheitel des Thallus, aber vermutlich mit einer ganzen Anzahl morphologisch gleichwertiger Scheitelzellen, so wie wir das noch bei den ältesten bekannten Archegoniaten, den Psilophyten, finden. Ihre Triebenden („Telome“) waren teilweise als Sporangien ausgebildet, teilweise als sterile Assimilatoren („Phylloide“).

Die Gametangien auf dem (ähnlich dem Sporophyten gestalteten) Gametophyten bestanden ursprünglich ganz aus fertilen Zellen ähnlich wie die Keimzellbehälter der heutigen Braunalgen. Ob auch die Gametangien ursprünglich „Telome“ waren, oder mehr „Emergenz“-charakter hatten, ist schwer zu entscheiden.

Diese „Ur-Archegeoniaten“ sind uns nicht selbst überliefert. Wir haben wohl unter den Algen keine direkten Nachkommen von ihnen. Doch besteht kaum ein Zweifel, dass sie in die Gruppe der monergiden

89 688. K. MIELINSKI, Über die Phylogenie der Bryophyten mit besonderer Berücksichtigung der Hepaticae. Bot. Arch. 1926 **16** 23. R. SADEBECK, Pteridophyta. Die Natürl. Pflanzenfamilien 1902 **1** Abt. 41. W. STEPPUTAT und H. ZIEGENSPECK, Morphologische Untersuchungen über die Phylogenie der Laubmoose. Bot. Arch. 1929 **24** 1.

¹⁾ Der übliche Vergleich mit *Dictyota dichotoma* darf aber nicht zu zwei irrgen Annahmen verführen. In 2 Punkten wichen diese Archegoniaten-Ahnen vom Habitus der genannten Braunalge ab: Bei den Archegoniaten-Ahnen war der Thallus weder in einer einzigen Ebene noch so schön regelmässig wie bei *Dictyota dichotoma* verzweigt. Für beiden Abweichungen sprechen die ältesten überlieferten Archegoniaten. Die ausgesprochene Dorsiventralität gerade der „primitiven“ Lebermoose ist offensichtlich eine Anpassung an ihre terrestrische kriechende Lebensweise.

Grünalgen im weitesten Sinne gehören, und dass heutige Grünalgen wie etwa *Ulvula* *lactuca* ihnen in vielen Punkten nahe stehen. Charophyten sowie die Braun- und Rotalgen (vgl. Abb. 8) hatten sich wohl schon früher von dieser den heutigen Grünalgen und Archegoniaten gemeinsamen Ahnengruppe abgezweigt, da sie namentlich in den grundlegenden zytologischen Merkmalen abweichen.

Die Abwandlung.

Seit dem Obersilur (allenfalls schon in früheren Zeiten) entwickelten sich von diesen „Ur-Archeconiaten“ divergierend mindestens zwei Gruppen. Die eine erreichte mit den Psilophyten (Unter- und Mitteldevon) zuerst Landpflanzencharakter. Sie führte zu den heutigen Gefäßpflanzen und war ausgezeichnet durch den Erwerb wasserführender Tracheiden bzw. Gefäße, sowie durch das Überwiegen des Sporophyten. Die andere Gruppe entwickelte sich zu den Bryophyten. Möglicherweise besiedelte sie erst später als der zu den Pteridophyten führende Zweig das Land. Wahrscheinlich gliederten sich in dieser Bryophyten-Gruppe schon recht frühzeitig die heute überlieferten Klassen und Ordnungen heraus. Für die Abwandlung der Ur-Archeconiaten in Richtung auf die heutigen Bryophyten kann auf unsere obige merkmalsphyletische Darstellung verwiesen werden.

Die Frage nach „polyphyletischer“ bzw. paralleler oder konvergenter Umbildung ist meist eine der schwierigsten sippensphyletischen Fragen. Für eine echte Polyphylie, d. h. eine mehrmalige Urzeugung der Bryophyten-Ahnen fehlen alle Anhaltspunkte. Man wird eine solche Auffassung mindestens als äußerst unwahrscheinlich bezeichnen müssen. Dagegen wäre es an und für sich durchaus denkbar, dass so charakteristische Bryophyten-Merkmale wie der relativ stark reduzierte Sporophyt, vielleicht auch das voll entwickelte Archegonium mehrmals in verschiedenen Stämmen erworben wurden. Das sind sippensphyletische Einzelfragen, die im Grund die Reihenfolge der Merkmalsbildung betreffen, Einzelfragen, die m. E. kaum sicher zu entscheiden sind.

¹⁾ Als Parallelbildung finden wir (noch?) bei den *Anthocerotales*- und *Selaginellales*-Arten einen einheitlichen Chromatophor mit Pyrenoid.

Chloroph. Phaeoph. Rhodoph. Musci Hepaticae Pteridophyta

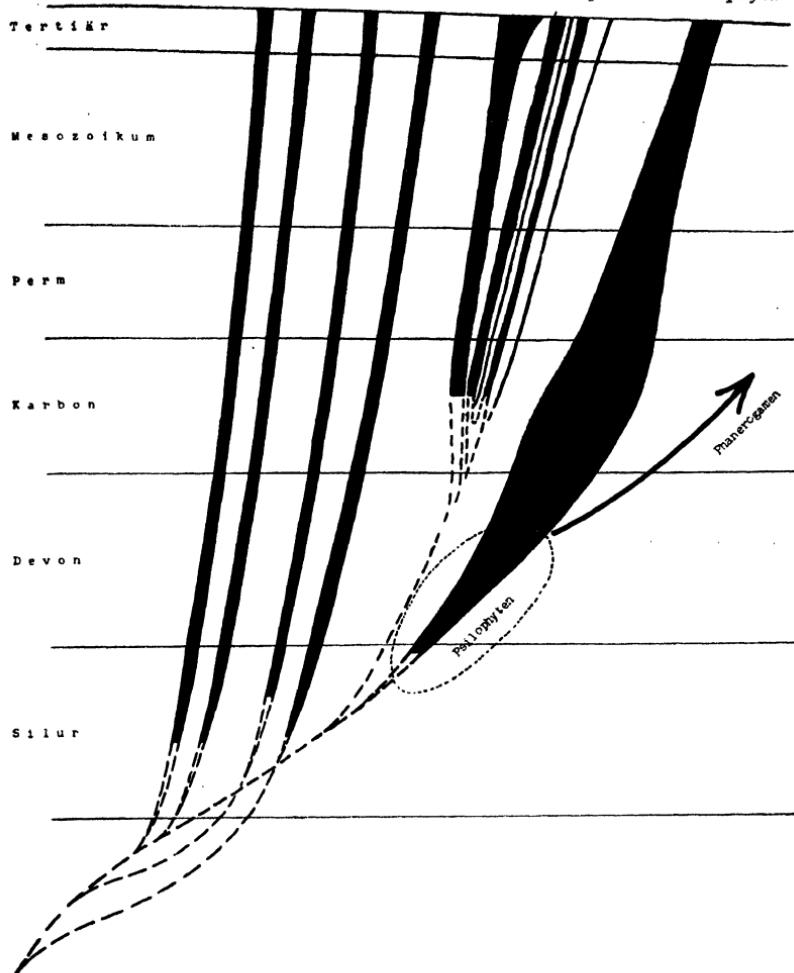


Abb. 8. Sippen-Stammbaum der Bryophyten und ihrer Verwandten.

Die schwarz ausgefüllten Streifen zeigen an, wie weit die einzelnen Stammlinien durch fossile Belege rückwärts verfolgbar sind. Die gestrichelten Linien deuten die erschlossenen phylogenetischen Zusammenhänge an.

Wenn bei den Chlorophyceen nur zwei Stammlinien eingezeichnet sind, so soll das nur bedeuten, dass mehrere Chlorophyceen-Gruppen weiter zurückgehen als die Abzweigung der Archegoniaten. — Die einzelnen Ordnungen der Lebermoose sind sicher sehr alt, auch wenn wir nicht für jede einzelne Ordnung bisher fossile Belege kennen. Der Stammbaum soll daher nur andeuten, dass schon im Oberkarbon einzelne Lebermoos-Ordnungen gesondert waren; er lässt aber unentschieden, welche Ordnungen damals existierten.

Aus dem Gesamtbild der Bryophyten-Phylogenie ergibt sich, entsprechend dem Stammbaum (Abb. 8) folgende

Phylogenetische Verwandtschaftsstellung der Bryophyten. Ihre nächsten Verwandten sind die *Pteridophyten*. Und unter diesen wieder steht den Moosen natürlich die alttümliche Sammelgruppe der Psilophyten am nächsten. Gemeinsam beiden Archegoniatenabteilungen ist die Grundform des Generationswechsels. Auch die charakteristischen Formen der Fortpflanzungsorgane („Archegonien!“ usw.) sind ja schon lange als übereinstimmend erkannt worden. Ferner sei auf die weitgehende Übereinstimmung der monergiden Zellen hingewiesen: die meist zahlreichen „linsenförmigen“ grünen Chromatophoren, die verbreitete Fähigkeit zur Bildung zentripetaler Wandskulpturen (Spiralleisten!), die chemische Übereinstimmung (Chlorophyll, Stärke usw.) usw. Als primitive Züge kommen dann beim Vergleich mit den Psilophyten dazu: der thallophytische Habitus, der protostelenartig geschlossene mechanische Achsenstrang sowie die terminale und atrope Orientierung des Sporangiums mit apikalem Öffnungsmechanismus. Wegen der Columella von *Hormea* (Abb. 7) vgl. oben S. 459 f.

Unter den *Grünalgen* haben wir ja oben (S. 459) schon die Gründe auseinander gesetzt, die für eine relativ nahe Verwandtschaft mit den Ulvaceen sprechen. Immerhin liegt auch diese Verwandtschaftsbeziehung so weit zurück, dass Einzelangaben sehr unsicher sind. Nur scheint mir die Verwandtschaft, d. h. die Merkmalsübereinstimmung mit solchen marinischen Formen im ganzen grösser als mit hochspezialisierten Algen wie den auf's Süßwasser beschränkten polyergiden Charen und den Oedogonien.

Auch die Serodiagnostik zeigt dies gleiche Grundergebnis: Verwandtschaftsbeziehungen der Bryophyten einerseits zu den Pteridophyten und andererseits zu den Grünalgen. Die serologischen Einzelheiten aber scheinen mir für so weit zurückliegende Verwandtschaftsbeziehungen phylogenetisch wenig beweisend, wie ich anderwärts (ZIMMERMANN 1931) ausgeführt habe.

INDEX OF PLANT-NAMES

- Abietinella* = *Thuidium*
Acaulon 5, 6, 321.
Acanthocladum 292.
Acetabularia 460.
Acidodontium 291.
Acrobolbus 295, 423.
Acrocarpi 397, 410.
Acrocladium = *Calliergon*.
Acrogynae 63, 64, 65, 66, 171, 301, 414, 418, 419, 422.
Acromastigum 294, 424.
Acroporium 279, 293.
Acroschischma *Wilsoni* 290.
Actinococcus 448.
Adelanthus 424.
Aerobryopsis 289, 346.
Agaricaceae 113, 114.
Aitchisoniella 431.
Algae 371, 440, 445.
Alicularia 423.
 — *geoscyphus* 178, 191.
 — *minor* 218.
 — *scalaris* 110, 111, 112, 120, 122, 136, 178, 213, 230.
Allomocyces javanicus 442, 453.
Alobiella 424.
Aloinia 22, 351.
 — *stellata* 381.
Aloinella 280, 291, 351.
Alophosia 285, 288.
Alsia 286.
Alsophila 348.
Amblyodon 282.
Amblystegiaceae 300, 301, 302, 316, 357, 359, 400, 412.
Amblystegiella confervoides 310.
 — *subtilis* 344.
Amblystegium 10, 122, 161, 176, 301, 327, 397.
 — *fallax* 315.
 — *irriguum* 177.
 — *Kochii* 303, 315.
 — *riparium* 177.
 — *serpens* 77, 174, 177, 210, 251, 303.
 — *Sprucei* 40.
 — *varium* 303, 315.
Ammophila 394.
Anacamptodon splachnoides 342, 369.
Anacolia 287.
Anacrogynae 301, 414, 419, 420, 427.
Anastrepta 311, 423.
- Anastrophyllum* 311, 321, 352, 423.
 — *piligerum* 290.
Andreaea 6, 8, 12, 15, 19, 21, 23, 26, 29, 31, 91, 98, 103, 104, 211, 214, 218, 296, 300, 301, 319, 328, 337, 388.
 — *frigida* 337.
 — *petrophila* 94, 308, 337.
 — *Rothii* 316, 383.
 — *subenervis* 290, 337, 359.
Andreaceae 8, 406.
Andreeales 398, 406, 417, 418.
Androcryphia 52, 53, 63, 64, 66, 99, 427.
 — *confluens* 189.
Andromeda 356.
 — *polifolia* 355.
Anemone hepatica 332.
Aneura = *Riccardia*.
Aneuraceae 428.
Angstroemia julacea 364.
 — *longipes* 362.
Anopolejeunea 426.
Anomoclada = *Odontoschisma*.
Anomodon 82, 122, 284, 340.
 — *apiculatus* 306, 344.
 — *attenuatus* 346.
 — *longifolius* 310.
 — *minor* 286.
 — *viticulosus* 303, 342, 346.
Anomodontae 301.
Anomogamiae 416.
Anthelia 424.
Anthoceros 43, 60, 70, 99, 101, 127, 136, 158, 161, 175, 235, 255, 351, 432, 460.
 — *crispulus* 101.
 — *fusiformis* 216.
 — *laevis* 112, 160, 176, 234.
 — *punctatus* 60, 377.
Anthocerotaceae 114, 121, 415.
Anthocerotales 46, 54, 69, 70, 71, 214, 215, 226, 301, 416, 417, 418, 419, 432, 446, 457, 462.
Anthocerotae 56, 414, 432.
Anthurium 160.
Antitrichia 301, 312, 340.
 — *californica* 344.
 — *curtipendula* 318, 342, 344, 370.
Aphanolejeunea 426.
Aphanorrhegma 286.
Aptychella 289.
Arachniopsis 290, 291, 424.
Arcangelia 122.

- Archefissidentaceae* 292, 407.
Archegoniatae 445.
Archidiaceae 399, 408, 418.
Archidium 5, 29, 31, 376, 377.
 — *alternifolium* 178, 377.
Archilejeunea 426.
Arctoa 308.
Arnellia 423.
Arthrocormus 290.
Arthrodontae 403, 407.
Articulata 459.
Ascochyta *Marchantiae* 124.
Asperula *odorata* 332.
Aspiromitus 432.
Asplenium *nidus avis* 347.
Asterella (= *Fimbriaria*) 351, 431.
Asterella hemisphaerica = *Reboulia*.
Astomiopsis 285.
Astrophyllum 327.
Astroporae 419, 431.
Athalamia 431.
Atrichum = *Catharinaea*.
Atropis 361.
Aulacomniaceae, 410.
Aulacomnium, 15, 22, 301, 302, 304.
 — *androgynum* 37, 39, 366.
 — *heterostichum* 286.
 — *palustre* 17, 83, 86, 301, 308, 314, 356, 357.
 — *turgidum* 308, 314, 319.
Auriculariaceae 113.
Austinia 408.
Balantiopsis 290, 295, 424.
Baldwiniella 294.
Barbella 377.
Barbula 113, 351.
 — *fallax* 300, 316.
 — *icmadophylla* 319.
 — *inflexa* 394.
 — *revoluta* 361, 375.
 — *subulata* 80.
 — *unguiculata* 281.
 — *vinealis* 80, 296, 361.
Bartramia 13, 15, 91, 402.
 — *ityphylla* 282.
 — *pomiformis* 91, 112.
 — *potosica* 112.
 — *squarrosa* 356.
 — *stricta* 287.
Bartramiaceae 301, 400, 410.
Bartramidula 282.
Bartramineae 410.
Bartramiopsis 284, 286.
Basidiomycetes 113, 114, 121.
Batrachospermum 447, 449, 450, 451, 452.
Bazzania 57, 211, 293, 295, 348, 424.
 — *trilobata* 110, 366.
Beddomiella 293.
Berberis *phyllantha* 346.
Bestia 286.
Betula 387.
 — *nana* 355.
Biatorella 337.
Bissetia 286.

Blasia 48, 52, 62, 92, 114, 127, 216, 217, 218, 427.
 — *pusilla* 44, 52, 189, 191, 197, 216.
Blepharidophyllum 423.
Blepharostoma 424.
 — *trichophyllum* 111, 122.
Bindia 296.
 — *acuta* 286, 316.
Brachelyma 286.
Brachiolejeunea 426.
Brachyodus *trichodes* 338.
Brachytheciaceae 400, 412.
Brachythecium 29, 34, 122, 301, 303, 344, 364, 397.
 — *acuminatum* 286.
 — *albicans* 332, 364, 394.
 — *erythrorhizum* 27.
 — *glareosum* 316.
 — *Mildeanum* 314.
 — *populeum* 282.
 — *reflexum* 282, 316.
 — *rivulare* 334.
 — *rutabulum* 91, 99, 314.
 — *Ryani* 282.
 — *velutinum* 90, 91, 282, 310.
Braithwaitea 295.
Braunia 288.
 — *alopecuroides* 338.
Breutelia 13, 282, 311, 320, 353, 356.
 — *bryocarpa* 356.
 — *robusta* 290.
Broneliaceae 369.
Brothera 284, 286.
Brotherella 284.
 — *Lorentziana* 311.
Brotherobryum 294.
Bruchia 281.
Bryaceae 301, 351, 400, 404, 410.
Bryales 29, 34, 35, 36, 38, 397, 401, 402, 406, 418.
Bryeeae 410.
Bryhnia *Nakanoi* 378.
Bryineae 410.
Bryoideae 400.
Bryophyta 396, 437, 439, 440, 441, 443, 449, 456, 457.
Bryopteris 291, 348, 426.
 — *filicina* 291.
 — *fruticulosae* 291.
 — *tenuicaulis* 291.
Bryosedgwickia 293.
Bryoxiphieae 408.
Bryoxiphium 280.
Bryum 10, 21, 215, 281, 287, 318, 319, 327, 351, 352, 358, 402.
 — *argenteum* 6, 210, 276, 361, 382.
 — *atropurpureum* × *carneum* 284.
 — *bimum* 300, 358.
 — *caespiticium* 114, 140, 174, 254, 255, 268, 269.
 — *calophyllum* 361.
 — *capillare* 251, 361, 381.
 — *cirratum* 313.
 — *coronatum* 279.
 — *crispulum* 313.

- Bryum cuspidatum* 181.
 — *cyclophyllum* 313.
 — *Duvalii* 358.
 — *erythrocarpum* 87, 89, 315.
 — *Friderici Mülleri* 361.
 — *gemmiparum* 381.
 — *inclinatum* × *caespiticium* 234.
 — *lacustre* × *Arnelli* 234.
 — *lacustre* 308, 315.
 — *microstegium* 306.
 — *neodamense* 313.
 — *pallens* 282, 314.
 — *salinum* 361.
 — *Schleicheri* 358.
 — *torquescens* 296.
 — *ventricosum* 282, 300, 314, 358.
Bucegia 55, 101, 430.
 — *romanaica* 94, 101, 358.
Buxbaumia 6, 10, 19, 30, 36, 105, 106,
 107, 108, 215, 328, 349, 404.
 — *aphylla* 19, 112.
 — *indusiata* 32.
 — *viridis* 112, 122.
Buxbaumiaceae 226, 406.
Buxbaumiales 301, 419.
Buxbaumiales 406.
Buxbaumineae 406.
Buxus 310.
Calatholejeunea 426.
Callichostella 279.
Calliergon 301, 304, 312, 319, 334, 351,
 357, 359.
 — *cordifolium* 314.
 — *cuspidatum* 77, 173, 301, 308, 314,
 357, 370.
 — *diluvianum* 316.
 — *giganteum* 301, 306, 310, 312, 314,
 351, 357.
 — *luipichinense* 351.
 — *priscum* 310.
 — *Richardsonii* 306, 312, 316, 357, 318.
 — *sarmentosum* 302, 308, 312, 314.
 — *stramineum* 302, 312, 314.
Calliergonella cuspidata = *Calliergon*.
Callitris 274.
Calluna 362, 393.
 — *vulgaris* 332, 355.
Calobryum 43, 57, 60, 63, 293, 422.
Calomniaceae 406.
Calomniales 406.
Calycularia 427.
Calymperaceae 289, 399.
Calymperes 377.
Calymperoideac 408.
Calypogeia 58, 84, 85, 218, 299, 349, 424.
 — *Neesiana* 178.
 — *suecica* 178.
 — *Trichomanis* 60, 110, 122, 382.
Calyptopogon 295.
Calyptothecium 285.
Camptotheicum 287, 301, 302.
 — *Geheeblii* 344.
 — *lutescens* 364, 369, 382, 394.
 — *nitens* 301.
 — *pinnatifidum* 364.
- Camptotheicum sericeum* 384.
 — *trichodes* 301.
 — *Woldenii* 306.
Campylium 301.
 — *chrysophyllum* 184, 314.
 — *insubricum* 316.
 — *polygamum* 302, 303, 314.
 — *protensum* 314.
 — *Sommerfeltii* 310.
 — *stellatum* 301, 314, 357.
Campylopus 282, 299, 311, 320, 352, 356,
 364, 382.
 — *atrovirens* 282.
 — *flexuosus* 39, 366.
 — *Mildei* 338.
Campylostelium saxicolum 338.
Cardamine 358.
Cardotia 292.
Carex 332.
 — *arenaria* 392.
 — *cladorrhiza* 355.
 — *inflata* 355.
 — *limosa* 355, 356.
 — *pauciflora* 355.
Cassandra calyculata 355.
Catagonium 290.
Catharinaea 6, 12, 30, 34, 113, 216.
 — *angustata* 25.
 — *undulata* 26, 29, 90, 91, 113, 190, 364.
Catoptrium smaragdinum 8.
Catosciapiaceae 281.
Catoscopium 282, 301, 319.
Caudalejeunea 426.
Cavicularia 48, 218, 285, 428.
 — *densa* 114, 216.
Cephalozia 57, 64, 299, 300, 356, 361, 424.
 — *bicuspidata* 44, 110, 189, 191.
 — *connivens* 50, 110, 230.
 — *fluitans* 350.
 — *leucantha* 62.
Cephalozziella 424.
 — *Baumgartneri* 339.
 — *byssacea* 111, 122.
 — *divaricata* 110.
 — *Massalongoi* 387.
Cephaloziellaceae 424.
Ceramium 449, 450, 452.
Ceranium centratulum 453, 454.
Ceratodon 15, 29, 36, 318, 362.
 — *purpureus* 35, 180, 276, 302, 308, 314,
 361, 362, 369, 394.
Ceratolejeunea 289, 426.
Cesia = *Gymnomitrium*.
Cetraria 362.
 — *pinastri* 344.
Chaetocolea 291, 424.
Chamaebryum 296.
Chandonanthus 311, 321, 352, 423.
 — *hirtellus* 290.
Chara 456, 460.
Characeae 454.
Cheilolejeunea 426.
Chiastocaulon 428.
Chiloscyphus 96, 295, 423.
 — *polyanthus* 47, 90, 94, 108, 309.

- Chiloscyphus rivularis* 350.
Chlamydomonas 455.
Chlamydomyxa 115.
Chlorophyceae 457, 463.
Chrysocladia retrorsa 346.
Cinclidium 18, 282, 319.
 — *arcticum* 312, 313.
 — *latifolium* 313.
 — *stygium* 308, 357.
Cinclidotus 214, 301.
 — *danubicus* 350.
 — *fontinaloides* 100.
Cirriphyllum piliferum 364.
 — *velutinoides* 370.
Cladastomum 291.
Cladina 364.
Cladodium 287.
Cladomnion 295.
Cladonia 337.
Cladophora 453.
 — *glomerata* 78.
Cladopodiella 424.
Cladosporium epibryum 122.
 — *herbarium* 112.
Claopodium 288.
Clasmatocolea 423.
Cleistocarpae 398.
Cleistostoma 5, 101, 293.
 — *ambigua* 100.
Clevea 352, 431.
 — *hyalina* 308.
Climaciaceae 411.
Climacium 122, 301, 327.
 — *americanum* 286.
 — *dendroides* 22, 166, 302, 314, 357, 364.
Codium 453.
Codoniaceae 427.
Coleochaete 436, 442.
Coleochaetium 292.
Colura 282, 426.
Compositae 419.
Conocephalum 99, 117, 121, 124, 125, 126, 213, 300, 339, 430.
 — *conicum* 50, 90, 110, 111, 121, 122, 150, 161, 190, 196, 219.
Conoscyphus 423.
Conostomum boreale 308.
Cormophyta 417.
Corsinia 288, 431.
 — *marchantioides* 172, 189, 191.
Corsiaceae 431.
Corticium 122.
 — *hecisticosporum* 113.
 — *hypnophilum* 113.
 — *leucobryophilum* 113.
Coscinodon cribrosus 361.
 — *trinervis* 337.
Cratoneuron 300, 301, 349.
 — *commutatum* 300, 308, 358, 393.
 — *decipiens* 313, 314.
 — *falcatum* 300, 358.
 — *filicinum* 302, 308, 314.
 — *glaucum* 300, 308, 308, 314, 319.
 — *irrigatum* 300, 350.
 — *submersum* 359.
- Crepis* 202.
Cronisia 431.
Crossidium 22, 321, 351.
Crossomitrium 391.
Crossotolejeunea 426.
Cryphaea 5, 18.
 — *gracillima* 100.
 — *heteromalla* 370.
 — *Lamyana* 370.
 — *macrospora* 100.
Cryptaeaceae 289, 411.
Cryptomitrium 430.
Cryptothecium antediluvianum 304.
Ctenidium molluscum 358, 383.
Cunoniaceae 290.
Cuspidatula 293, 423.
Cutleria 447, 449, 450, 452, 454.
Cyanophyceae 339, 375.
Cyathodium 169, 431.
 — *cavernarum* 50, 56, 372.
Cyathophorella 285.
Cyathophorum 293.
Cyclodictyon 282, 288.
Cyclolejeunea 289, 291, 426.
 — *convexitipa* 386, 389, 390.
 — *peruviana* 386, 389, 390.
Cyclophorus nummularifolius 335.
Cyperaceae 351, 354, 356.
Cyphella 122.
 — *muscigena* 113.
Cyrtolejeunea 426.
Cyrtopodendron 295.
Cyrtopus 296.
Cystolejeunea 426.
Daltonia 282, 288, 346, 348.
Datura 257.
Dawsonia 4, 10, 13, 14, 16, 21, 22, 30, 35, 36, 294, 295, 404.
 — *polytrichoides* 30.
 — *superba* 32.
Dawsoniaceae 20, 407.
Dawsoniinae 407.
Delavayella 423.
Dendroalsia 286.
Dendrobium 335.
Dendroceros 60, 99, 432.
 — *foliatum* 56.
Dendroligotrichum 280, 295, 296.
Dermatocarpon rivulorum 350.
Desmatodon latifolius 312.
Dialytrichia Brebissonii 340.
Dichelodontium 295.
Dichelyma 282, 349.
Dichiton 424.
Dichodontium pellucidum 286, 315.
Dicnemon 5.
 — *calycinum* 94, 100, 101.
 — *semicryptum* 100.
Dicnemonaceae 100, 101, 292, 294, 295, 408.
Dicranaceae 301, 352, 399, 404, 408.
Dicrales 320, 388, 351, 408.
Dicranae 408.
Dicranella crispa 309.
 — *cerviculata* 281, 308, 381.

- Dicranella heteromalla 99, 366.
 — heteromalla × cerviculata 234.
 — salsuginosa 384.
 — secunda 281.
Dicranodontium 284, 349.
Dicranolejeunea 426.
 — axillaris 346.
Dicranoloma nigricaula 356.
Dicranoweisia 296.
 — cirrata 370.
 — crispula 315, 370.
Dicranum 4, 35, 216, 281, 282, 299, 320,
 344, 353, 403.
 — Bergeri 315, 356.
 — Clericii 316.
 — congestum 313.
 — elatum 282.
 — elongatum 308, 352.
 — flagellare 16, 18, 39.
 — fragilifolium 282.
 — gymnostomum 404.
 — maius 309.
 — scoparium 15, 170, 278, 281, 362.
 — scottianum 374.
 — undulatum 281.
 — viride 38.
Dictyolus 122.
 — glaucus 113.
 — lobatus 113.
 — muscigena 113.
 — reticulatus 113.
Dictyota 439, 442, 445, 446, 449, 452.
 — dichotoma 438, 440, 452, 457, 461.
Didymodon cordatus 361.
 — rigidulus 40, 315.
 — rubellus 315.
 — tophaceus 300, 309, 393.
Dilaenaceae 428.
Dimerodontium 288.
Dimorphocladon 294.
Diobelon squarrosum 358.
Diphysciaceae 407.
Diphyscineae 407.
Diphysciunum 98, 364, 404.
 — foliosum 104.
 — sessile 8.
Diplasiolejeunea 426.
Diplochistis 337.
Diplolepidae 309, 403, 409.
Diplophyllum 423.
 — albicans 110, 197.
Diseliaceae 281, 409.
Discomyces 121, 122.
Dissodon Froelichianus 358.
Distichium 10, 359.
 — capillaceum 302, 308, 314.
Distichophyllum carinatum 311, 321.
Ditrichaceae 301, 399, 403.
Ditrichaea 408.
Ditrichum flexicaule 281, 302, 314, 382.
 — nivale 362.
 — pallidum 281.
 — pallidum × *Pleuridium subulatum* 234.
Ditrichum subulatum × *Pleuridium subulatum* 234.
 — tortile 303.
Dolichomitria 285.
Douinia 423.
Drepanium cupressiforme = *Hypnum recurvatum* = *Hypnum*.
Drepanocladus 87, 288, 282, 301, 303,
 312, 334, 351, 357, 359.
 — aduncus 301, 302, 314, 351.
 — badius 308, 316.
 — brevifolius 306.
 — exannulatus 282, 301, 306, 312, 314,
 351.
 — fluitans 134, 301, 306, 314, 350, 377.
 — intermedius 301, 314.
 — revolvens 300, 301, 306, 312, 314,
 351, 357.
 — Sendlneri 301, 302, 306, 312, 314, 351
 357.
 — uncinatus 278, 316, 357.
 — vernicosus 302, 306, 314.
Drepanolejeunea 289, 426.
 — crucianella 386, 389.
Drepanophyllaceae 410.
Drepanophyllum 291.
Drimys 290.
Drummondia 286.
 — sinensis 100.
Dryptodon Hartmanni 319.
Dumortiera 55, 282, 430.
 — hirsuta 291.
 — irrigua 189.
Duthiella 294.
Echinodiaceae 400, 412.
Echinodium 274, 288, 295.
Ectocarpus virescens 455.
Ectropothecium 114, 279, 293.
Elisma natans 312.
Elmeriobryum 294.
Empetrum 356.
Encalypta 215, 308, 397, 403, 404.
 — alpina 313.
 — ciliata 359.
 — contorta 359, 361.
 — rhabdocarpa 112, 314, 352.
 — vulgaris 309.
Encalyptaceae 301, 409.
Encalyptales 409.
Endotrichella 293.
Entodon 122, 284.
 — cladorhizus 344.
 — orthocarpus 332, 364.
 — seductrix 286.
Entodontaceae 301, 340, 400, 412.
Eocronartium muscicola 112, 113, 121.
 — typhuloides 122.
Ephebe 337.
Ephemeraceae 359.
Ephemeropsis 106, 107, 168, 280, 293,
 348, 404.
 — tjabodensis 6, 9, 90, 106, 457.
Ephemerum 5, 6, 7, 25, 29, 106, 108.
Epigonanthaceae 423.

- Epilobium* 358.
 — *Fleischeri* 362.
 — *latifolium* 362.
Equisetum 15.
Eremonotus 424.
Erica 296.
 — *carnea* 332, 341.
Ericaceae 356.
Eriophorum vaginatum 355.
Eriopus 348.
Erpodiaeae 289, 399, 400, 409.
Erythrophylgium 284.
 — *rotundifolium* 287.
Escallonia 290.
Eubryales 398, 410, 419.
Eucalyx 358, 423.
Eucamptodon Hampeanum 100.
Eucladium 300.
 — *verticillatum* 300, 393.
Eugenia spicata 353.
Euglena 460.
Euosmolejeunea 426.
Euphytchium 294.
Eurhynchium 301, 303, 344, 364.
 — *praelongum* 316, 372.
 — *speciosum* 316.
 — *striatum* 332.
 — *strigosum* 310.
Eustichia 10, 280.
Evansia 424.
Exormotheca 54, 288, 321, 351.
Fabronia 288, 318.
 — *octoblepharis* 370.
 — *pusilla* 370.
Fabroniaceae 300, 400, 403, 412.
Fagus 369, 390.
Fegatella = *Conocephalum*.
Fimbriaria (= *Asterella*) 351, 352, 431.
 — *Blumeana* 189, 191.
 — *Lindenbergiana* 358.
 — *venosa* 189, 191.
Fissidens 10, 16, 22, 282, 301, 364, 393
 — *adiantoides* 17.
 — *Bambergeri* 318.
 — *crassipes* 350.
 — *cristatum* 309.
 — *grandifrons* 378.
 — *Julianus* 370.
 — *pusillus* 338.
 — *taxifolius* 309.
 — *Zippelianus* 290.
Fissidentaceae 350, 407.
Fissidentales 407.
Fissidentella 292.
Fitzroya 295.
Floribundaria floribunda 391.
Florideae 450.
Foliosae 414.
Fontinalaceae 349, 400, 411.
Fontinalineae 411.
Fontinalis 2, 10, 11, 12, 15, 16, 23, 24,
 27, 214, 299, 301, 302, 308, 327, 334,
 378.
 — *antipyretica* 12, 133, 282, 308, 314,
 349, 377.
- Fontinalis hypnoides* 306.
 — *squamosa* 317, 380.
Forsstroemia 286.
Fossombronia 48, 52, 58, 60, 63, 64, 66,
 91, 92, 99, 100, 288, 321, 427.
 — *angulosa* 161, 187.
 — *caespitiformis* 189.
 — *Dumontieri* 377.
 — *longisetia* 110.
 — *pusilla* 90, 94, 133.
 — *tuberifera* 44.
Franciella 295.
Frondosae 414.
Frullania 65, 100, 101, 103, 213, 214,
 284, 285, 289, 300, 337, 348, 426.
 — *brasiliensis* 291.
 — *campanulata* 335.
 — *dilatata* 98, 110, 285, 342, 344.
 — *eboracensis* 286.
 — *nodulosa* 279.
 — *Tamarisci* 60, 309.
 — *virginica* 344, 379.
Frullaniaceae 348, 426.
Fucus 461.
Funaria 6, 15, 21, 23, 24, 25, 26, 29, 30,
 32, 33, 35, 81, 91, 96, 212, 215, 225,
 244, 245, 251, 257, 318, 351.
 — *calvescens* 276.
 — *ericetorum* × *F. hygrometrica* 234,
 240.
 — *fascicularis* × *F. hygrometrica* 234.
 — *hungarica* 352, 384.
 — *hygrometrica* 75, 79, 80, 84, 91, 92,
 131, 140, 150, 176, 190, 237, 239, 242,
 251, 253, 254, 255, 256, 258, 260, 266,
 276, 361, 382.
 — *hygrometrica* × *F. mediterranea* 234,
 240, 241, 242, 243.
 — *hygrometrica patula* 112, 122.
 — *mediterranea* 243, 318.
 — *meesacea* 361.
 — *Sickenbergii* 384.
Funariaceae 233, 247, 301, 351, 359, 399
 404, 409.
Funariales 351, 409.
Funariineae 409.
Funicularia 431.
Fusarium 122.
Gaimardia 295.
Galeopsis 161, 167.
Gammieilla 298.
Garovaglia 293.
Gasterogrammia crinita 140.
Geocalyx 423.
Georgia 8, 34, 35, 98, 211, 282, 366.
 — *pellucida* 8, 9, 15, 32, 37, 38, 39, 40,
 78, 104, 281, 349, 381.
Georgiaceae 281, 406.
Geothallus 427.
Gigaspermaceae 409.
Gigaspermum 274, 288, 295.
Globularia cordifolia 392.
Gloeopeziza 111.
 — *Crozalsii* 122.
 — *Rehmii* 122.

- Glyphidium* 294.
Glyphomitrium Daviesii 384.
 — *polyphyllum* 318.
Goebeliella 425.
Goebeliellaceae 425.
Gollania 284, 285, 288, 294.
Gongylanthus 428.
 — *ericetorum* 111, 122.
Goniomitrium 295.
Grimaldia 352, 431.
 — *dichotoma* 114.
Grimmia 20, 91, 282, 296, 299, 300, 308, 327, 351.
 — (*Schistidium*) *apocarpa* 170, 278.
 — *atrrata* 361.
 — *bicolor* 19.
 — *campestris* 296, 337.
 — *Doniana* 112.
 — *fragilis* 39.
 — *incurva* 337.
 — *maritima* 384.
 — *orbicularis* × *pulvinata* 234.
 — *ovata* 112.
 — *pulvinata* 180, 296, 380.
 — *tergestina* × *orbicularis* 234.
 — *unicolor* 337.
Grimmiaceae 301, 328, 337, 351, 407.
Grimmiales 407.
Gunnera 290.
Gymnocolea 428.
 — *acutiloba* 387.
 — *inflata* 110, 225.
Gymnomitrium 328, 423.
 — *calcareum* 309.
 — *cochleare* 282.
 — *concinnum* 337.
 — *curvirostre* 316, 338, 339.
 — *ferrugineum* 304.
 — *rupestre* 316, 339.
Gymnostomum 300, 399.
Gyrothyra 423.
Gyroweisia *tenuis* 338.
Habrodon 288.
Haplodon Wormskioldii 287.
Haplodontium *humipetens* 361.
Haplolaenaceae 427.
Haplolepideac 399, 403, 407.
Haplomitriaceae 418, 422.
Haplomitriidae 422.
Haplomitrium 422.
 — *Hookeri* 132, 170, 362.
Haplözia 423.
 — *atrovirens* 339.
 — *caespiticia* 44, 47.
 — *crenulata* 110.
 — *riparia* 309, 339.
Harpalejeunea 282, 426.
Harpanthus 423.
Hedwigia 337, 388.
 — *albicans* 277, 308, 319, 340.
Hedwigiacae 301, 411.
Hedwigidium 277, 310, 340.
Helichrysum 296.
Helicophyllaceae 411.
Helicophyllum 279, 291.
Helodium 282, 301, 304, 308, 319.
 — *Blandowii* 302.
 — *lanatum* 306, 312, 314, 315, 317, 319, 357.
Heliotium Schimperi 112, 121.
Hennediella 295.
Hepaticae 320, 396, 401, 419, 422, 446, 457, 468.
Hepaticales 422.
Herbera (= *Schisma*) 311, 321, 352, 424.
 — *dicrania* 290.
 — *Sendtneri* 311, 353.
Herpoliodium 424.
Heterocladium 303.
 — *squarrosulum* 308, 315.
Holomitrium 289.
 — *crispulum* 291.
Homalia 301.
 — *trichomanoides* 285, 303, 315, 318, 342, 344.
Homaliodendron 285, 289.
Homalotheciella 286.
Homalothecium 301.
 — *sericeum* 113, 302, 303, 342.
Hookeria 282, 283.
 — *albata* 113.
 — *jungermanniopsis* 113.
 — *lucens* 200, 224, 230, 231, 364.
Hookeriaceae 279, 289, 300, 348, 400, 404, 412.
Hookeriales 412.
Hookerineae 412.
Hornea 457, 459, 464.
 — *Lignieri* 458.
Humaria Nicolai 111, 123.
Hydrogrimmia mollis 337.
Hydropogon 349.
Hydropogonella 349.
Hygrobiella 424.
Hygrodicranum 290.
 — *bolivianum* 359.
Hygrohypnum 301.
 — *alpinum* 316, 349.
 — *badium* 287.
 — *dilatatum* 313, 349.
 — *filicinum* 300, 306.
 — *lignitorum* 310.
 — *molle* 313, 314, 349.
 — *ochraceum* 308, 310, 316.
 — *palustre* 310, 334, 349.
 — *Taramellianum* 316.
Hygrolejeunea 426.
Hylocomiaceae 400, 412.
Hylocomium 4, 282, 301, 327.
 — *brevirostre* 23, 310.
 — *proliferum* 6, 22, 140, 211, 282 302, 308, 314, 332, 363.
 — *splendens* = *H. proliferum*.
 — *umbratum* 317.
Hymenodon 348.
Hymenodontaceae 410.
Hymenodontopsis 294, 348.
Hymenophyllum 338.
Hymenophytum 293, 428.
Hymenostomum 351.

- Hymenostylium curvirostre* 393.
Hyocomonium 282, 288.
 — flagellare 317.
Hyophila 289.
 — riparia 311, 321, 334.
Hypnaceae 10, 284, 400, 412.
Hypnella 290.
 — pilifera 291.
Hypninea 412.
Hypnobryales 299, 301.
Hypnodendraceae 293.
Hypnodendrineae 411.
Hypnodendron 293.
Hypnum 36, 122, 282, 327, 376.
 — cypriiforme 276, 277, 302, 314, 337
 342, 362, 369, 382, 384.
 — curvifolium 286.
 — cuspidatum = *Calliergon*.
 — diluvii 302.
 — groenlandicum 302.
 — lycopodioides 302.
 — Noeggerathii 302.
 — priscum 302.
 — recurvatum 282.
 — sylvaticum 32.
 — triquetrum = *Rhytidiodelphus*.
 — turgescens 317.
 — velutinum = *Brachythecium*.
 — Weberianum 302.
Hypnochneus 113.
Hypocrea 124.
Hypodontium 296.
Hypogastranthus 423.
Hypopterygiaceae 289, 399, 412.
Hypopterygium 285, 327, 400.
Ilex Perado 391.
Iola 113, 122.
 — Hookerianum 113.
 — javensis 114.
 — mahensis 114.
Ischyrodon 296.
Isobryales 320, 328, 337, 340, 411.
Isobryoideae 400.
Isopterygium 349.
 — depressum 372.
 — Müllerianum 372.
Isotachis 352, 356, 424.
Isothecium 301, 327, 340.
 — myosuroides 286, 308, 310.
 — myurum 342, 344.
Jackiella 293, 423.
Jaegerinopsis 288.
Jamesoniella 311, 352, 423.
 — Carringtoni 309, 310.
 — colorata 278.
Jonaspis suaveolens 349.
Jubula 426.
 — Hutchinsiae 378, 379.
Jubuleae 303, 329, 416, 417, 421, 425.
Juncaceae 354.
Jungermania 414.
Jungermanniaceae 203, 415, 416.
Jungermanniales 58, 70, 71, 122, 127, 188,
 181, 186, 208, 217, 219, 221, 224, 225,
 414, 417, 418, 419.
Jungermanieae 414, 416, 417, 423.
Jungermannia 414.
Juniperus virginiana 344.
Kormickia 428.
Laminaria 449, 452, 453.
Lamprophyllum 296.
Ledum 356.
 — palustre 355.
Leiolejeunea 290, 292, 426.
Lejeunea 48, 101, 102, 279, 285, 286, 289,
 300, 348, 416, 426.
 — cavifolia 44.
Lejeuneaceae 67, 289, 421, 425.
Lembidium 48, 294, 296, 424.
Lembophyllaceae 329, 340, 400, 412.
Lemnaceae 350.
Lepicolea 352, 424.
 — ochroleuca 58, 278, 352.
Lepidozona 65, 99, 295, 296, 424.
 — clavigera 94, 98.
Lepidozia 295, 338, 349, 424.
 — reptans 44, 82, 110.
 — setacea 356.
Leptobarbula berica 339.
Leptobryum 318, 361, 403.
 — pyriforme 208, 278, 314, 361, 382.
Leptocladiella 284.
Leptocolea 426.
 — Goebelii 44.
Leptodictyum riparium 300, 314, 349.
Leptodon 288.
 — Smithii 296, 346.
Leptodontiopsis 292.
Leptodontium 282.
 — gemmascens 381.
Leptogium 346.
Leptohymenium 284.
Leptolejeunea 426.
 — polyrhiza 388, 389.
Leptopterygynandrum 285.
Leptoscyphus (*Mylia*) 338, 349, 352, 423.
 — anomalus 60, 356.
 — Taylori 321, 368, 375.
Leptostomaceae 410.
Leptotheca 295.
Leptotrichaceae 399.
Leptotrichum 359.
Lepyrodon 295, 296.
Lepyrodontaceae 411.
Lescuraea Breidleri 310.
Leskea 15, 122, 303.
 — polycarpa 303, 343, 378.
 — tectorum 362.
Leskeaceae 412.
Leskeella nervosa 282, 343.
Leskeineae 400, 412.
Leskeodion 289, 348.
Leucobryaceae 21, 289, 408.
Leucobryeeae 408.
Leucobryum 17, 19, 25, 299, 301, 327,
 364.
 — albidum 338.
 — glaucum 365, 369, 370.
Leucodon 284, 301, 327, 340, 379.
 — julaceus 286, 344.

- Leucodon sciuroides* 306, 342, 344.
Leucodontaceae 329, 411.
Leucodontinea 411.
Leucolejeunea 426.
Leucolepis 286.
Leucoloma 289.
Leucomiaceae 289, 400, 412.
Leucophanace 289, 408.
Leucophanes 292.
Lindigia 288, 292.
Lobaria pulmonacea 344.
Loeskeobryum (*Hylocomium*) *brevirostre* 23, 310.
Loeskypnum (*Drepanocladus*) *badium* 308, 316.
Lotmaria vestita 347.
Lophocolea 77, 81, 91, 93, 96, 99, 109, 211, 295, 423.
 — *bidentata* 60, 110, 392.
 — *cuspidata* 47, 90, 91, 94, 219.
 — *heterophylla* 60, 349.
 — *minor* 66, 86, 110.
Lopholejeunea 426.
Lophozia 59, 62, 86, 282, 349, 423.
 — *bicrenata* 110.
 — *excisa* 121.
 — *Hornschuchiana* 309.
 — *incisa* 313.
 — *quinquedentata* 110.
 — *turbinata* 393.
 — *ventricosa* 78, 110.
Lophozziella 424.
Lopidium 348.
Lunularia 48, 91, 101, 109, 112, 117, 118, 119, 123, 126, 209, 219, 221, 278, 430.
 — *cruciata* 91, 110, 111, 140, 191, 382
 — *vulgaris* = *cruciata*.
Lycopodium 124, 435.
 — *annnotinum* 332, 363, 365.
Lycopsida 459.
Lyellia 285, 288.
Macrohymenium 290.
Macrolejeunea 426.
Macromitrioidae 409.
Macromitrium 344.
 — *filiforme* 344.
 — *torulosum* 343.
Macrothamnium 284.
Macvicaria 422.
Macvicariaceae 422.
Macvicarieae 422.
Madotheca 99, 284, 348, 424.
 — *levigata* 285.
 — *plalyphylla* 110, 342, 346.
Makednothallus 428.
Makinoa 428.
 — *crispata* 189, 206.
Maranthaceae 391.
Marchantia 41, 48, 54, 55, 62, 73, 81, 82, 84, 85, 109, 117, 118, 123, 124, 126, 195, 209, 216, 218, 219, 221, 225, 248, 300, 301, 303, 318, 327, 430, 457.
 — *chenopoda* 291.
 — *foliacea* 50.
 — *nepalensis* 111, 123, 125.
Marchantia paleacea 110, 189.
 — *palmata* 100, 172, 180, 189.
 — *polymorpha* 44, 60, 80, 83, 89, 91, 111, 112, 114, 118, 123, 124, 132, 133, 150, 180, 191, 197, 276, 313, 361, 372, 382.
Marchantiaceae 43, 53, 54, 67, 74, 199, 301, 321, 351, 358, 415, 416, 430.
Marchantiales 46, 71, 102, 104, 171, 181, 212, 230, 414, 416, 417, 418, 419, 430, 457.
Marchantiae 414, 416.
Marchesinia 282, 426.
Marsupella 358, 428.
 — *Ehrhartii* 110.
 — *Funkii* 110.
Marsupidium 295, 424.
Martinellia = *Scapania*.
Massalongoa 431.
Mastigobryum (= *Bazzania*) 57, 211, 293, 295, 348, 424.
Mastigolejeunea 426.
Mastigopeima 424.
Mastigophora 282, 311, 349.
 — *diclados* 290, 347.
Meesea 13, 30, 282, 301, 304, 319, 357.
 — *Albertini* 315.
 — *elongata* 357.
 — *longiseta* 314, 317.
 — *longiseta* × *triquetra* 234.
 — *trichodes* 314, 358.
 — *triquetra* 301, 306, 314, 317, 357.
 — *tristicha* 15.
Meeseaceae 301, 410.
Megaceros 432.
 — *gracilis* 60.
Meiotheciopsis 291.
Menyanthes trifoliata 355.
Merceya 361.
Merrilleobryum 294.
Mesoptychia 423.
Mesotus 5.
Metacraniales 400.
Meteoriaceae 289, 294, 327, 346, 348, 411.
Meteoriopsis patula 391.
 — *reclinata* 326, 346.
 — *recurvifolia* 291.
 — *remotifolia* 291.
Meteoriuum 285, 289.
 — *illecebrium* 291.
 — *Miquelianum* 326, 346.
Metzgeria 42, 46, 47, 66, 82, 101, 102, 110, 327, 428.
 — *arborescens* 346.
 — *fruticulosa* 342, 380.
 — *furcata* 44, 49, 110, 230, 313, 342.
 — *pubescens* 68.
 — *saccatula* 52.
Metzgeriaceae 348, 428.
Metzgerieae 416.
Metzgeriopsis 106, 108, 280, 293, 426.
 — *pusilla* 105, 106, 107, 108.
Miconia Pluknetii 387.
Microlejeunea 426.
 — *ulicina* 342, 380.

- Micropterygium* 289, 291, 424.
Microthamnium 290, 291.
Mielichhoferia 403.
 — *nitida* 381, 387.
Mielichhoferiaeae 410.
Mimosaceae 391.
Mittenia 296.
Mitteniaceae 410.
Mniaceae 301, 410.
Mniaecia Jungermanniae 111, 122.
Mniobryum albicans 39, 308, 314.
Mniodendron 293.
Mnioloma 424.
Mniomalia 289.
Mnium 9, 10, 13, 20, 21, 33, 36, 216, 282,
 284, 302, 303, 319, 358, 364, 403.
 — *affine* 93, 134, 150, 302, 303, 314, 364.
 — *affine ciliaris* 162.
 — *cinclidiodes* 308.
 — *curspidatum* 133, 160, 188, 278, 282.
 — *curvatum* 313.
 — *hornum* 17, 21, 113, 174, 210, 268.
 — *hymenophylloides* 312.
 — *pseudopunctatum* 309.
 — *punctatum* 17, 150, 278, 282, 302,
 314.
 — *rostratum* 10, 277, 314.
 — *rugicum* 308, 319.
 — *Seligeri* 314.
 — *serratum* 313.
 — *spinosum* 19, 134, 150.
 — *stellare* 309.
 — *subglobosum* 309, 319.
 — *undulatum* 26, 170, 285.
Moenkemeyera Richardsii 387.
Moerckia 53, 428.
 — *Blyttii* 50, 53, 66, 358.
 — *hibernica* 180, 193.
Molendoa 300, 339.
Molinia Coerulea 355.
Mollisia Jungermanniac 122.
Monoclea 428.
 — *Forsteri* 110.
 — *Gottschei* 291.
Monocleaceae 428.
Monocleae 414.
Monoselenium 55, 101, 430.
 — *tenerum* 189.
Montia 358.
Morinia 280, 285.
Moseniella 291.
Mucor 122, 127.
 — *rhizophilus* 112, 208.
Musci 320, 396, 406, 417, 418, 419, 457,
 468.
Muscites elegans 300.
 — *serratus* 300.
Myabea 285.
Mylia = *Leptoscyphus*.
Myrica *gale* 312, 355.
Myriocolea 291, 426.
Mytilopsis 424.
Myuriaceae 412.
Myurium 282, 288.
Myuroclada 284.
Myxochloris 115.
Myxochrisis 115.
Nardia 358.
Neckera 13, 20, 82, 301, 303, 402.
 — *Besseri* 346.
 — *complanata* 302, 303, 306, 312, 342,
 346.
 — *crispa* 285, 303, 341, 344.
 — *Menziesii* 287, 344.
 — *pennata* 310, 342.
 — *pumila* 310.
 — *turgida* 287.
Neckeraceae 289, 329, 340, 402.
Neckerineae 412.
Neckeropsis 289, 290, 292, 346.
 — *undulata* 291.
Necsiella 431.
Nemataceae 404, 412.
Nematacineae 412.
Nematodontae 403, 406.
Neottiella Crozalsiana 122.
Neurolejeunea 426.
Neuroloma 296.
Nicotiana longiflora 160.
Nitella 457.
 — *syncarpa* 454.
Nostoc 56, 62, 114, 121, 127, 216, 217, 239.
 — *punctiforme* 216.
Noteroclada = *Androcryphia*.
Nothofagus 292, 295.
 — *pumilio* 344.
Notoscyphus 423.
Notothylas 71, 432.
Nowellia 211, 424.
 — *curvifolia* 349.
Octoblepharum albidum 279.
Octodiceras Julianum 311, 317, 350.
Odontolejeunea 291, 426.
Odontoschisma 349, 424.
 — *mucosum* 59.
 — *Sphagni* 309.
Oedipodiaceae 409.
Oedipodiella 296.
Oedipodium 91, 103, 104, 282, 301.
 — *Griffithianum* 8, 362.
Oedogonium 436, 442, 445, 446, 449, 451,
 480.
Omphalanthus 426.
 — *filiformis* 291.
Oncophorus 315.
 — *virens* 313.
Oospora 381.
Operculatae 419, 430.
Oreas 308.
Oreodoxa regia 335.
Oreoweisia 17.
Orthodicranum montanum 381.
Orthodontiae 410.
Orthomniopsis 285.
Orthomnium 294.
Orthorrhynchium 10, 21, 279, 289.
Orthostichidium 292.
Orthostichopsis 290, 348.

- Orthothecium chryseum* 313.
 — *intricatum* 383.
Orthotrichaceae 301, 340, 342, 400, 404, 409.
Orthotrichales 409.
Orthotrichineae 400.
Orthotrichoideae 409.
Orthotrichum 13, 25, 29, 36, 38, 100, 215, 299, 300, 303, 327, 342, 379.
 — *anomalum* 342, 375.
 — *anomalum* × *stramineum* 234.
 — *diaphanum* 315, 343.
 — *elegantulum* 344.
 — *exsertisetum* 344.
 — *gymnostomum* 404.
 — *leiocarpum* 342.
 — *leucomitrium* 342.
 — *Lyellii* 342.
 — *microblepharum* 337.
 — *obtusifolium* 93, 94, 99, 106.
 — *ohiense* 344.
 — *pallens* 342.
 — *papillosum* 343.
 — *rupestre* 337, 342.
Sprucei × *diaphanum* 234.
 — *vittatum* 344.
Otigonolejeunea 426.
Oxalis acetosella 332.
Oxycoccus microcarpus 355, 356.
 — *quadripetalus* 355.
Oxymitra 431.
Pachyfissidens 321, 350.
 — *grandifrons* 311.
Pallavicinia 53, 428.
 — *Lyellii* 182.
Paludella 282, 301, 304, 314, 319.
 — *squarrosa* 302, 308, 357.
Papillaria 289, 292.
 — *appressa* 291.
 — *senitorta* 326, 346.
Paraleucobryum albicans 352.
Paris 284.
Parisia 295.
Parmelia 337.
Parmeliopsis 344.
Pedinophyllum 423.
Pellia 56, 99, 100, 117, 118, 124, 126, 172, 192, 197, 199, 202, 203, 211, 228, 229, 230, 270, 271, 282, 427, 457.
 — *calycina* = *P. Fabroniana*.
 — *epiphylla* 109, 110, 111, 115, 119, 120, 123, 176, 189, 192, 193, 197, 198, 199, 219, 222, 233, 271, 309, 370.
 — *Fabroniana* 53, 60, 91, 111, 140, 150, 160, 189, 193, 197, 198, 204, 219, 269, 300, 370, 393, 394.
 — *Neesiana* 161, 189, 192, 193, 194, 195, 197, 198, 199, 206, 269, 271.
Peltolejeunea 426.
Peltolepis 431.
 — *grandis* 358.
Penzigia 293.
Pestalozzia 112, 122.
Petalophyllum 52, 57, 60, 63, 64, 351, 427.
 — *Ralfsii* 189, 352.
- Phaeocyphella galeata* 113.
Phaeophyceae 455, 457, 463.
Phaeophyta 457.
Phascum 4, 6, 23, 26, 28, 30, 321, 327, 351
 — *cuspidatum* 79, 93, 106, 255, 258, 300, 381.
Philonotis 13.
 — *caespitosa* 310.
 — *calcarea* 300, 358.
 — *fontana* 108, 282, 302, 308, 314, 358, 380.
 — *seriata* 358.
 — *tomentella* 312.
Philophyllum 291, 369.
Phoma lunariicola 123.
Phormium 114.
Phyllogoniaceae 289, 346, 412.
Phyllogonium 10, 279, 289, 292, 348.
Phyllophora Brodiei 442, 447, 448, 449.
 450, 451, 453, 454.
 — *inmembranifolia* 453.
Phyllosticta Marchantiae 124.
Physcia ascendens 343.
Physcomitrella 244, 251, 257.
 — *pateus* × *Fun. hygrometrica* 234, 243, 259, 261.
 — *patens* × *Physcomitrium eurystomum* 234, 246, 247.
 — *patens* × *Physcomitrium piriforme* 234.
 — *patens* × *Physcomitrium turbinatum* 234.
 — *patens* × *Physcomitrium sphaericum* 234.
Physcomitrium 245, 263, 292.
 — *eurystomum* 256.
 — *eurystomum* × *Funaria hygrometrica* 234.
 — *piriforme* 176, 250, 252, 260, 262, 264, 265.
 — *piriforme* × *Fun. hygrometrica* 233, 234, 243, 244, 245, 246, 247, 259, 260.
 — *piriforme* × *Physcomitrium eurystomum* 234, 240.
 — *turgidum* 364.
Physocolea 282, 426.
 — *calcarea* 339.
Pigafetta 296, 424.
Pilosium 291.
 — *flaccisetum* 374.
Pilotrichaceae 290, 412.
Pilotrichella 288, 290, 292, 348.
 — *flexilis* 291.
Pilotrichidium 12.
Pinnatella alopecuroides 303.
Pinus 387.
 — *montana* 341.
Pirea 291.
Plagiochasma 54, 351, 380, 381.
 — *elongatum* 110, 189.
Plagiochila 57, 81, 119, 289, 295, 327, 348, 349, 423.
 — *adiantoides* 160, 197.
 — *asplenoides* 110, 111, 112, 121, 122, 189, 197, 309, 342, 361.
 — *hirta* 60.

- Plagiochilidium* 423.
Plagiopus Oederi 282.
Plagiotheciaceae 400.
Plagiothecium 10, 82, 122, 301.
 — *silvaticum* 310.
 — *undulatum* 286, 317, 364.
Platygyrium repens 343.
Platyhypnidium 349.
 — *rusciforme* 282, 300, 349.
Pleuridium 6.
 — *alternifolium* 173, 180.
Pleurocarpi 397, 411.
Pleurochaete 287, 321.
 — *ecuadorensis* 287.
 — *squarrosa* 370.
Pleuroclada 424.
 — *albescens* 358.
Pleurophascaceae 408.
Pleurophascum 295.
Pleurotus 122.
 — *hypnophilus* 113.
Pleurozia 65, 100, 101, 213, 282, 311, 321, 424.
 — *gigantea* 290.
Pleuroziaceae 424.
Pleuroziopsis 284, 286.
Pleurozium 301, 364.
 — *Schreberi* 211, 282, 302, 314, 332, 362, 364.
Podocarpus 290.
Pogonatum 328, 364.
 — *alooides* 286.
 — *brevicante* 286.
 — *nanum* 93, 106.
 — *nanum* × *P. alooides* 284.
 — *urnigerum* 308, 314.
Pohlia 18, 113, 356, 397.
 — *annotina* 315.
 — *commutata* 313.
 — *cruda* 315, 359.
 — *cucullata* 318.
 — *elongata* 281, 397.
 — *erecta* 404.
 — *longicolla* 359, 397.
 — *nutans* 281, 302, 308, 314, 368, 375, 397.
 — *prolignera* 39.
 — *rutilans* 312.
Polylepis 344.
Polymerodon 291.
Polysiphonia violacea 457.
Polytrichaceae 20, 22, 34, 301, 303.
Polytrichadelphus 290, 295, 356.
Polytrichales 407, 418.
Polytrichineae 407.
Polytrichum 4, 10, 13, 15, 21, 22, 23, 24, 28, 30, 31, 33, 34, 36, 38, 118, 186, 213, 215, 216, 218, 230, 278, 308, 327.
 — *alpinum* 315.
 — *attenuatum* 11, 13, 150.
 — *commune* 17, 190, 278, 315, 332, 356.
 — *formosum* = *attenuatum*.
 — *gracile* 308, 356.
 — *juniperinum* 29, 34, 36, 91, 160, 190, 278, 302, 308, 314, 362, 395.
Polytrichum piliferum 190, 362, 395.
 — *sexangulare* 308, 313, 368.
 — *strictum* 302, 314, 356, 375.
Ponafella 294.
Porella = *Madotheca*.
Porellaceae 425.
Potassium 291, 378.
Potamolejeunea 378, 426.
Pottia 321, 352.
 — *crinita* 361, 384.
 — *Heimii* 352, 361, 384.
 — *lanceolata* 177.
 — *propagulifera* 361.
 — *salina* 361.
Pottiaceae 285, 301, 321, 351, 359, 399, 408.
Pottiales 351, 408.
Pottiae 408.
Powellia 279, 294.
Prasanthus 423.
Preissia 55, 74, 101, 102, 109.
 — *commutata* 50, 78, 110, 114, 180, 190.
 — *quadrata* = *P. commutata*.
Primula 284.
Pringlella 280.
Prionodon 279, 290, 292, 348.
Prionodontaceae 411.
Prionolejeunea 426.
Prionolobus 424.
Proteaceae 290.
Protocephalozia 106, 291, 424.
 — *ephemerooides* 105, 107, 108.
Protocephalozicilla 424.
Prototaxites 459, 460.
Pseudobraunia 286.
Pseudoleskeia 301, 358, 397.
 — *atrovirens* 303, 315.
Pseudopohlia 294.
Pseudoscleropodium purum (= *Scleropodium*) 91, 93, 314, 332.
Pseudospiridentopsis 294.
Psiloclada 293, 424.
Psilophyta 444, 457, 464.
Psilopilum 278, 290.
Pteridium 393.
Pteridophyta 437, 439, 440, 441, 443, 444, 449, 457, 463, 464.
Pterigynandrum 327, 340, 397.
 — *filiforme* 342, 344.
Pterobryaceae 289, 346, 411.
Pterobryella 294.
Pterobryelloideae 411.
Pterobryopsis aurantia 346.
Pterocarya 310.
Pterogonium 287, 288, 340.
Pteropsiella 291, 424.
 — *frondiformis* 65.
Pterygoneurum 22, 321, 351.
Pterygophyllum 295.
Ptilidiaceae 424.
Ptilidium 424.
 — *ciliare* 88, 109, 110, 342.
 — *pulcherrimum* 344.
Ptilium crista-castrensis 282, 308, 363, 364.
Ptychanthus 426.

- Ptychocoleus* 426.
Ptychomitriaceae 409.
Ptychomitrium 282, 403.
Ptychomniaceae 411.
Ptychomnium 290, 295, 296.
Ptychophyllum 294.
Puigariella 291.
Pulinella 296.
Pylaisia 342.
 — *polyantha* 312, 342.
Pythium 111, 122, 123, 124.
 — *de Baryanum* 122, 123, 124.
Quercus 344.
Radula 44, 48, 65, 289, 300, 327, 348, 425.
 — *complanata*.
 — *flaccida* 388, 389.
Radulaceae 425.
Ranunculus 202.
Rauia 286.
Reboulia *hernisphaerica* 111, 114, 160,
 162, 189.
Rhabdoweisiae 408.
Rhacocarpus 290, 320, 353, 356.
 — *Humboldtii* 278, 356.
Rhacomitrium 13, 113, 213, 282, 296,
 320, 329, 331, 353, 403.
 — *canescens* 281, 362.
 — *crispipilum* 352.
 — *fasciculare* 281, 309.
 — *hypnooides* 277.
 — *javanicum* 352.
 — *lanuginosum* 308, 321, 329, 330, 352,
 362, 383.
 — *microcarpum* ~~x~~ *R. heterostichum* 234
 — *prostans* 337.
 — *synphyodontum* 352.
Rhamnaceae 289, 411.
Rhacopilineae 400, 411.
Rhacopilopsis 290.
Rhacopilum 349.
Rhegmatodon 289.
Rhexophyllum 291.
Rhizofabronia 348.
Rhizogoniaceae 400, 410.
Rhizogoniacae 410.
Rhizogoniinae 411.
Rhizogonium 349.
 — *Lindigii* 290.
 — *mnioides* 296.
 — *spiniforme* 279.
Rhodobryum 328.
 — *giganteum* 290.
 — *roseum* 11.
Rhododendron *ponticum* 310.
Rhodophyceae 457, 463.
Rhynchospora 356.
 — *alba* 355.
Rhynchostegiopsis 291.
Rhynchostegium *orthophyllum* 316.
Rhynia 444.
Rhyniaceae 441, 444.
Rhytidiaeae 400.
Rhytidadelphus 282, 301, 364.
 — *lores* 317, 332, 363, 364.
 — *squarrosum* 282, 364.
Rhytidadelphus *triqueter* 211, 212, 282
 308, 332, 368.
Rhytidopsis 286.
Rhytidium 301.
 — *rugosum* 308, 314, 332, 364, 3.
Riccardia (= *Aneura*) 47, 49, 50, 82, 91,
 101, 111, 120, 124, 167, 187, 202, 203,
 428, 457.
 — *crispata* 52.
 — *eriocaulis* 296.
 — *incurvata* 167, 169, 170.
 — *latifrons* 349.
 — *multifida* 110, 112.
 — *palmata* 167, 170, 193, 349.
 — *pinguis* 91, 112, 120, 161, 167, 168,
 170, 185, 188, 189, 196, 197, 206, 300,
 313, 339, 357.
 — *prehilensis* 50, 296.
Riccia 114, 122, 212, 213, 351, 352, 431,
 446.
 — *Bischoffii* 60 196.
 — *crystallina* 359.
 — *Curtisia* 160, 197.
 — *fluitans* 109, 191, 301, 309, 350, ~~377~~,
 — *glaucha* 189.
 — *himalayensis* 110, 122.
 — *sorocarpa* 180.
 — *tumida* 122.
Ricciaceae 53, 54, 55, 301, 321, 351,
 359, 431, 457.
Riccieae 414, 416.
Ricciella (= *Riccia* subg. *Ricciella*) 55,
 189, 301, 431.
Ricciocarpus 431.
 — *natans* 62, 350, 377.
Riellia 49, 62, 72, 101, 102, 186, 269, 288,
 359, 429.
 — *americana* 91.
 — *helicophylla* 94, 196.
Riellaceae 56, 429.
Rivularia 339.
Roellia 286.
Rubus *chamaemorus* 355, 356.
Rutenbergia 292.
Rutenbergiaceae 411.
Saccogyna 423.
Saelania 308.
 — *glaucescens* 280.
Salkkiella 294.
Salix *arbuscula* 362.
 — *arctica* 362.
Salviaceae 350.
Saprolegnia Schachtii 124.
Sarconeuron 296.
Sarothramnus *scoparius* 332.
Sauchia 431.
Sauteria 431.
 — *alpina* 50.
Saxifraga 358.
 — *Aizoon* 392.
 — *Cotyledon* 392.
Scapania 62, 68, 83, 86, 214, 282, 300,
 327, 358.
 — *apiculata* 50.
 — *dentata* 358.

- Scapania hyperborea* 288.
 — *irrigua* 110.
 — *nemorosa* 110, 197.
 — *obliqua* 86.
 — *planifolia* 311.
 — *undulata* 50, 282.
Scapaniaceae 423.
Scapaniella 423.
Scheuchzeria palustris 355.
Schiffneria 50, 57, 424.
Schisma = *Herberta*.
Schistidium (*Grimmia*) *apocarpum* 170, 278.
Schistochila 80, 65, 67, 68, 285, 290, 293, 295, 296, 424.
Schistochilaceae 423.
Schistostega 16, 19, 98, 104, 211, 231, 301, 311, 318, 321, 373, 375.
 — *osmundacea* 8, 103, 369, 372.
Schistostegaceae 281, 406.
 — *sales* 406.
 — *spadicea* 286, 291, 294.
 — *ulricum* 346.
 — *ulricum* 290, 349.
 — *ulricum* 287, 301.
 — *ulricum* 31, 93, 314, 332.
 — *ulricum* 361.
Scorpidium 301, 304, 312, 319, 351, 357, 359.
 — *lycopodioides* 301, 306, 312, 316, 351, 357.
 — *scorpioides* 301, 312, 314, 351.
 — *trifarum* 301, 308, 312, 314, 317, 357.
 — *turfaceum* 351.
 — *turgescens* 300, 302, 304, 306, 312, 314, 317, 318, 357.
Scorpiurium deflexifolium 310.
Scouleria 286, 350.
Scytonema 339.
Selaginella 460, 462.
Seligeria polaris 287.
 — *recurva* 338.
Seligeriaceae 399.
Seligeriaceae 408.
Sematophyllaceae 284, 289, 400, 412.
Sematophyllum 114, 286, 289.
 — *mahense* 114.
Sewardiella 427.
Simodon 427.
Simplicidens 291.
Skottsbergia 296.
Soldanella pusilla 360.
Sorapilla 280.
Sorapilliaceae 410.
Southbya 423.
 — *nigrella* 339.
 — *stillicidiorum* 339.
Sphaerocarpaceae 429.
Sphaerocarpales 418, 419, 429.
Sphaerocarpus 160, 161, 182, 183, 187, 188, 195, 201, 205, 234, 248, 249, 251, 267, 268, 269, 270, 351, 429.
 — *Donnellii* 161, 176, 182, 183, 188, 194, 195, 196, 199, 233, 248, 251.
 — *terrestris* 180, 195, 196, 270.
Sphaerothecaceae 293.
Sphaerothecilla 293.
Sphagnaceae 406.
Sphagna 398, 406, 417, 418.
Sphagnum 1, 2, 6, 7, 11, 12, 13, 15, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 29, 69, 91, 98, 99, 103, 104, 112, 115, 122, 131, 211, 219, 220, 293, 301, 304, 308, 312, 319, 320, 327, 329, 333, 376, 377, 379, 382, 383, 384, 395.
 — *acutifolium* 7, 17, 23, 302, 306, 354, 355, 379.
 — *amblyphyllum* 379.
 — *auriculatum* 358.
 — *balticum* 379.
 — *compactum* 355, 379.
 — *contortum* 355.
 — *cuspidatum* 11, 306, 312, 333, 350, 354, 355, 356.
 — *cymbifolium* 94, 314.
 — *Dusenii* 354, 355, 356, 379.
 — *fimbriatum* 354, 384.
 — *fuscum* 314, 316, 329, 355, 379.
 — *Girgensohnii* 354, 355.
 — *imbricatum* 312, 317.
 — *Jensenii* 356.
 — *Junghuhniianum* 354.
 — *Lindbergii* 308, 319, 355, 356, 379.
 — *magellanicum* 219, 301, 306, 314, 354, 355, 356, 379.
 — *mediun* = *S. magellanicum*.
 — *meridense* 356.
 — *molluscum* 316.
 — *palustre* 11, 301, 306.
 — *papillosum* 312, 314, 355, 379, 383.
 — *plumulosum* 379.
 — *pulchricomum* 354, 356.
 — *quinquefarium* 354, 374.
 — *recurvum* 219, 302, 306, 314, 333, 354, 355, 379, 384, 385.
 — *riparium* 379.
 — *rubellum* 354, 379, 385.
 — *rufescens* 314.
 — *Russowii* 379.
 — *squarrosum* 25, 112, 121, 188, 354, 374.
 — *subrecurvum* 353.
 — *subsecundum* 160, 188, 314, 355, 357.
 — *tenellum* 379.
 — *teres* 306, 355, 357.
 — *Warnstorffii* 355.
 — *Wulfianum* 354.
Sphenolobus 65, 338, 352, 423.
 — *Michauxii* 44, 79, 80, 217.
 — *minutus* 313.
Spiridens 279, 294, 348.
Spiridentaceae 346, 400, 411.
Spiridenteae 411.
Spiridentopsis 291, 348.
Spirogyra 179, 460.
Splachnaceae 31, 211, 226, 318, 319, 361, 404, 410.
Splachninaeae 410.
Splachnobryoideae 410.
Splachnoideae 410.

**CENTRAL LIBRARY
BIRLA INSTITUTE OF TECHNOLOGY & SCIENCE**

Call No.

588.2

PILANI (Rajasthan)

Acc. No,

DATE OF RETURN

30010

~~V472 M~~

